

Tartu Ülikool
Loodus- ja täppisteaduste valdkond
Ökoloogia ja Maateaduste Instituut
Botaanika osakond

Anna-Grete Rebane

**KESKKONNATINGIMUSTE MUUTUSTE MÕJU
VÕÕR-KÕVERHARJAKU (*CAMPYLOPUS INTROFLEXUS*)
KASVULE**

Magistritöö (30 EAP)
Bioloogia

Juhendaja: vanemteadur PhD Kai Vellak

Tartu 2018

Keskkonnatingimuste muutuste mõju võõr-kõverharjaku (*Campylopus introflexus*) kasvule

Lühikokkuvõte

Käesoleva töö eesmärgiks oli uurida keskkonnatingimuste mõju võõr-kõverharjaku (*Campylopus introflexus*) kasvule, et saada rohkem infot, kas looduslikele sookooslustele iseloomulike tingimuste taastamine praegustes jääksoodes võimaldaks invasiivse liigi levikut kontrollida. Kontrollitud laboritingimustes uuriti erineva substraadi, valgus- ja veetaseme mõju võõr-kõverharjaku (*Campylopus introflexus*) ning Eestis laialt levinud raba-karusambla (*Polytrichum strictum*) biomassi juurdekasvule, võsude pikkuskasvule, külgokste arvule ja pikkusele. Lisaks hinnati nende liikide tärkamisedukust jääksoo levisepangast. Tulemustest selgus, et mõlemad katsealused liigid on laia ökoloogilise amplituudiga. Katsete põhjal võib öelda, et võõr-kõverharjak on raba-karusamblast edukam kiirema kasvu ja levimisvõime poolest, kuid mõlemad liigid on väga suure kohanemisvõimega erinevates ja muutuvates keskkonnatingimustes toimetulemiseks. Võõr-kõverharjaku levikut võib aidata kontrolli alla saada jääksoode taastaimestamine. Levisepanga katsest selgus, et võõr-kõverharjak võõr-kõverharjak kasvas turbasubstraadist välja väga rohkearvulise ja elujõulisena, kuid turbasammalde kiht mõjus tema tärkamisele takistavalt. Eelneva põhjal võib väita, et keskkonnatingimuste parandamine jääksoodes, soode taastamine ja jääksoode taastaimestamine aitab ohjeldada ka ökoloogiliselt tolerantse invasiivse võõrliigi – võõr-kõverharjaku levikut.

Märksõnad: jääksood, jääksoode taastaimestamine, invasiivne liik, samblad, *Campylopus introflexus*, *Polytrichum strictum*, levisepank, elustrateegiad

CERCS: B270 Taimeökoloogia

The impact of the changes in environmental conditions on the growth of *Campylopus introflexus*

Abstract

The aim of this study is to examine the effects of environmental factors to the growth of *Campylopus introflexus*, in order to get more information whether the restoration of habitat conditions characteristic for natural bogs in abandoned peatlands could control the spread of this invasive species. Two acrocarpous species – *Campylopus introflexus* and *Polytrichum strictum* were used in artificial experiment. In controlled laboratory conditions the effects of the substratum type, illumination conditions and water table depth to the growth in biomass, shoot elongation and number and length of spreading branches were examined. In addition the success of studied species germination from the diaspore bank of the abandoned peatland was evaluated. The study concludes that both *Campylopus introflexus* and *Polytrichum strictum* have a wide ecological amplitude. On the basis of the results of the study *Campylopus introflexus* is more successful than *Polytrichum strictum* in its growth and spreading ability, but both species have great adaptability in different and changing environmental conditions. The expansion of *Campylopus introflexus* could be controlled by the revegetation of abandoned peatlands, while my results on the diaspore bank experiment revealed that *Campylopus introflexus* can germinate abundantly and vigorously from the bare peat-substrate, but when the bare peat is covered with the layer of peatmosses the germination of shoots is hindered. Considering all the above I can say that reclamation of ecological conditions and revegetation in an abandoned peatland, has great importance for controlling distribution and expansion of the invasive alien species *C. introflexus*.

Keywords: abandoned peatlands, revegetation of abandoned peatlands, invasive species, bryophytes, *Campylopus introflexus*, *Polytrichum strictum*, diaspore bank, life strategies

CERCS: B270 Plant ecology

Sisukord

1. Sissejuhatus	4
1.1 Häiringud soodes ning jääksoode taastaimestamist mõjutavad tegurid	4
1.2 Levisepanga tähtsusest sookoosluste taastumisel	7
1.3 Invasiivsed liigid sooökosüsteemides	9
1.4 Sammaltaimede elustrateegiad	11
1.5 Töö eesmärk ja hüpoteesid	13
2. Materjal ja metoodika	14
2.1 Uuritavad liigid	14
2.1.1 Võõr-kõverhajak (<i>Campylopus introflexus</i>) Hedw. Brid.	14
2.1.2. Raba-karusammal (<i>Polytrichum strictum</i>) Bridel, J. Bot. (Schrader)	15
2.2 Katsete metoodika	16
2.2.1 Samblavõsude kasvatamine erinevates tingimustes.	17
2.2.2 Levisepanga katse	18
2.3 Andmete analüüsi metoodika	19
3. Tulemused	19
3.1 Ökoloogiliste tingimuste mõju sammalde kasvule	19
3.1.1 Substraat	21
3.1.2 Valgus	24
3.1.3 Veetase	25
3.2 Levisepanga katse	28
3.2.1 Korrelatsioonid levisepanga taimede kasvuedukuse näitajate vahel	29
3.2.2 Turbasammaldega katmise mõju hindamine	29
4. Diskussioon	31
Kokkuvõte	38
Summary	40
Tänuavaldused	42
Kasutatud kirjandus	42
Lisad	53

1. Sissejuhatus

1.1 Häiringud soodes ning jääksoode taastaimestamist mõjutavad tegurid

Vaatamata turbalademega alade laiale levikule maailmas, on sood kergesti haavatavad ökosüsteemid, sõltudes eelkõige kliimaatilistest ja ökoloogilistest protsessidest, mis mõjutavad soode verežiimi, taimede produktiooni ja orgaanilise materjali lagunemise hulka ja kiirust, ning tasakaalu vee ja selles lahustunud toitainete vahel (Rydin & Jeglum 2006). Looduslikke soid iseloomustab maapinnalähedane kõrge veetase ning selle vähene kõikumine aastaringselt (Evans et al. 1999). Sood hüdroloogilist tasakaalu on mõjutanud soode arengu varasemas ajaloos globaalsed kliimaatilised muutused, mis on jälgitavad ka paleontoloogilistes turbaproovides (Charman 2007; Hughes & Barber 2003). Viimastel aastakümnetel on sookoosluste keskkonnatingimuste kiirete muutuste põhjustajaks olnud peamiselt suurenenud inimtegevus (Mauquoy & Yeloff 2008). Selle tagajärjel on drastiliselt vähenenud soo-ökosüsteemide elurikkus, langenud on vee kvaliteet, suurenenud turba erosioon ja lagunemine ning paljudest seni süsinikku talletavatest soo-ökosüsteemist on saanud süsinikku emiteerivad turbaalad, kus turba akumul eerumist enam ei toimu (Al-Khudhairy et al. 2001; Holden et al. 2004; 2007b).

Kuivendamise järel alanenud veetase ning globaalse kliimasoojenemise tagajärjel suurenenud evapotranspiratsioon põhjustavad turbaaladel turbapinna läbikuivamise (Gerdol et al. 2008; Strack et al. 2008), mis vähendavad pikemas perspektiivis süsiniku (C) ladestumist, kiirendades süsinikukadu lahustamata orgaanilise süsinikuna (Strack et al. 2008) või gaasiliselt, CO₂emissiooniga (Lund et al. 2007). Ülemaailmne keskkonnaprobleem, mis jääksoodest tuleneb, on suurenenud CO₂ emissioon, mis suurendab oluliselt atmosfääri CO₂ kontsentratsiooni (Moore 2002).

Uuringutega on näidatud, et looduslikus seisundis olevad sood on vähem tundlikud keskkonnasaastele (Hajkova et al. 2011), kuid erinevad taimerühmad reageerivad erinevalt ning aluselise saaste tulemusel kannatavad rabades eelkõige peamised turbamoodustajad – samblad (Vellak et al. 2014; Zvereva & Kozlov 2011). Vellak et al. 2014 näitasid, et looduslike soode samblaliigid olid happelisema kasvukoha-eelistusega ning mättavaheliigid suurema veenõudlusega kui samblaliigid saastunud soodes. See-eest olid saastunud soode mättaliigid madalama valgusnõudlusega kui looduslikes soodes (Vellak et al. 2014). Jääksoodes on looduslike soodega võrreldes muutunud veerežiim ja süsinikuringe, kuid on teisenenud ka looduslik mikrotopograafia

(Swanson 2007) ning mätaste kadumise tagajärjel vaesestub ka mikroelupaikade mitmekesisus ja taimestik homogeniseerub (Tomasson et al. 2004; Robroek et al. 2007; Paal et al. 2010).

Varasemate uuringute põhjal on selgunud, et jääksoode taastaimestumist mõjutavad oluliselt nii taimede vahelised konkurents- kui ka soodustavad suhted (Chirino et al. 2006; Rydin 1986). Lisaks liikidevahelistele suhetele on taastaimestumise protsessis olulised ka liikide elustrateegiad. Nii näiteks on jääksoode pioneerliikideks villpead (g. *Eriophorum*), kased (g. *Betula*) ja karusamblad (g. *Polytrichum*) (Tuittila et al. 2000; Poulin et al. 2005). Vaatamata sellele, et pioneerliigid soodustavad teiste taimeliikide taastumist ja püsiva taimkatte kujunemist, võivad nad katvuse suurenemise korral jääksoode taastaimestumisprotsessi hoopis takistama hakata (Tuittila et al. 2000). On leitud, et enam soodustavad turbasammalde ja madalakasvuliste soontaimede kasvu jääksoode taimestumise algusfaasides lõikheinalised ja kõrrelised, kuna nende lehed on kitsad ja ei laiusega ning seetõttu ei varjuta ka liigselt teisi taimi (Pfadenhauer & Klötzli 1996). Samas on lõikheinaliste (näit. tupp-villpea), võsude all piisavalt varjuline, et vähendada tuule kuivatavat ja päikesekiirguse ärritavat mõju ning alandada päevast õhutemperatuuri (Grosvernier et al. 1995; Sliva 1997).

Jääksoode ökoloogilised tingimused on taimede kasvuks ekstreemsed: suvel kuumeneb jääksoopind ning turbakiht kuivab läbi, mistõttu peavad taimed vastu pidama kuivas ja kõrgete, potentsiaalselt letaalsete temperatuuridega mikrokliimas (Sagot & Rochefort 1996). Niiskustingimused on väga kõikuvad, paremad küll kevaditi ja sügiseti, kuid suurenenud niiskus toob kaasa külmumisohu alles kasvama hakanud taimevõsudele (Rietveld & Heidmann 1976). Lisaks toimub turba ärakanne vooluveega, lumesulamisveega ja tuulega (Campbell et al. 2002). Jääksoodes on veetase kuivendamise tagajärjel väga madal ning uuringutes on leitud, et vähemalt taastaimestumise algusfaasis ja madalama või kõikuva veetasemega jääksoodes, on kuivusele tolerantsemad erikoidsed liigid kõrrelistest edukamad (Breeuwer et al. 2009). Siiski, soo kui ökosüsteemi taastumise võtmeliikideks on turbasamblad, kes kujundavad sobivat keskkonda ka teiste soodele iseloomulike liikide jaoks happelisemaks ja on peamised turbamoodustajad looduslikes rabades (Breeuwer et al. 2009). Kuigi turbasamblad on tundlikud kuivusele ja sellega kaasnevatele kõrgetele temperatuuridele (Gerdol & Vicentini 2011), on leitud, et mitmed turbasamblaliigid on tolerantsemad kõrgele temperatuuridele, kui neil on piisavalt niiskust (Gerdol & Vicentini 2011; Balagurova et al. 1996), sest erinevad liigid on erineva evaporatsioonikiirusega ja sellest tulenevalt erineb ka nende vastupanuvõime kuivadele keskkonnatingimustele (Rydin & McDonald 1985). Katseliselt on näidatud, et kõrgemat evaporatsiooni mätastel kasvavatel liikidel kompenseerib efektiivne

veetranspordivõime ning nad on seetõttu vastupidavamad kuivusperioodidele võrreldes madalamatel ja märjematel kohtadel kasvavate turbasammaldega. Samas, looduslikes soodes mättavahedes kasvavad liigid fotosünteesivad madala veetaseme korral efektiivsemalt kui mättaliigid (Titus et al. 1983). Kanada teadlased (Chirino et al. 2006), uurides jääksoode taastaimestumiseks sobivate liikide omadusi, leidsid, et erinevate ökoloogiliste nõudlustega turbasamblaliikide kasutamine koos soodustab elujõulise samblavaiba kujunemist paljale jääksoo-turbapinnale. Turbasammalde võsude läbikuivamist mõjutab tugevalt ka naabertaimede ja -liigi seisund: võsude veesisaldus on suurem, kui naaberliik on parema veesäilitamisvõimega (Chirino et al. 2006).

Läbikuivamise ja kõrgeenenud temperatuuridega jääksoodel vastupidamiseks on taimedele oluline ka piisava varju olemasolu, vastavalt nende valgustaluvusele. Uurides varjutamise mõju kolme turbasamblaliigi vahelistele suhetele, selgus, et kuigi nii mätta- kui ka älveliigid on kohastunud madalate valgustingimustega, reageerivad liigid valgustingimuste muutustele erinevalt. Varjutuse suurenedes võib tugevast konkurendist älveliik hõre turbasammal (*S. fallax*) välja tõrjuda isegi mättaliike (Ma et al. 2015). Seega jääksoode taastaimestamisel on olulisel kohal ka õigete liikide valik, mida taastamisel kasutatakse. Eksperimentaalselt on sammaldevahelisi konkurentsisuhteid vähe uuritud, kuid Rydin (1986) näitas, et turbasammalde liikidevahelised konkurentsisuhted määrasid oluliselt nende liikide ruumilist jaotumist soode ökoloogilisel gradiendil. Paljudes teistes samblakooslustes, näiteks toitainetevaestel muldadel okasmetsades, kaasikutes, tammikutes ja võsastunud metsades on konkurentsil palju väiksem roll ning oluliseks saavad sageli juhuslikud häiringud (Dunham & Ter Horst 1985; 1987; Herben 1987b).

Erinevad teadustööd on näidanud, et jääksoode paljast turbapinda ja ka põlengujärgseid turbaalasid suudavad edukalt asustada mõned perekonna karusammal (g. *Polytrichum*) liigid (Groeneveld et al. 2007; Lavoie et al. 2005a, b). Karusammalde lehtede füsioloogilised eripärad võimaldavad fotosünteesida kõrgema valguskiirguse ja madalama veekättesaadavuse tingimustes, kui seda suudavad teised sammaltaimed (Bayfield 1973; Callaghan et al. 1978).

Kord jääksoo koloniseerinud, käituvad karusamblad hooldajataimena (*nurse-plant*), soodustades teiste liikide, sealhulgas ka turbasammalde kasvu (Robert et al. 1999; Groeneveld ja Rochefort 2005). On leitud, et karusamblakate parandab jääksoo mikrokliimat ning vähendab turbalõhede teket, soodustades nii ka soontaimede seemnete idanemist (Marsh & Koerner 1972; Parker et al. 1997; Groeneveld & Rochefort 2005). Katseliselt on näidatud, et näiteks harilik karusammal (*P.*

commune) soodustab teiste taimeliikide seemnete idanemist, kuna need jäävad karusamblavõsude vahele pidama paremini kui paljale turbapinnale (Parker et al. 1997), kaunis karusammal (*P. formosum*) vähendab aga pinnase mineraliseerumist ning aeglustab seega turba lagunemist (Rozé 1987). Katsed on näidanud ka, et raba-karusambla (*P. strictum*) kate alandab jääksooväljal temperatuuri, luues jahedama mikrokliima, soodustades seega turbasammalde kasvu, kuna taimed fotosünteesivad efektiivsemalt (Balagurova et al. 1996; Sagot & Rochefort 1996). Samblavaiba turbapinda jahutavat mõju on kirjeldatud juba ammu (Richardson 1958) ning seda on tõestatud nii turbaaladel kui ka liivadüünidel (Nobel 1989).

Siiski, karusammalde soodustav mõju teiste taimede kasvule jääksoodes ei ole veel päris selge. Kuigi on palju uurimistöid selle kohta, et nad võivad soodustada turbasammalde kasvu luues soodsamaid kasvukohatingimusi (Groeneveld et al. 2007; Gill & Marks 1991; Martinez & Moreno-Casasola 1998), näitavad mõned uurimistööd ka seda, et karusammalde liigse katvuse korral võib teiste taimeliikide katvus hoopis väheneda (Groeneveld & Rochefort 2005; Corradini & Clement 1999). Muuhulgas on raba-karusamblal leitud tugev allelopaatiline efekt teiste sammalde idanemisele (Bu et al. 2017).

1.2 Levisepanga tähtsusest sookoosluste taastumisel

Looduslikult toimub taastaimestumine tänu leviste edukusele. Levised jõuavad jääksoodes kas lähedalasuvatest taimekooslustest või levisepangast. Jääksoodes olemasoleva levisepanga liigilisest koosseisust sõltub häiringujärgse taimkatte mitmekesisus ja selle sarnasus häiringueelse taimekooslusega (Jonsson 1993; Ross-Davis & Frego 2004). Levisepanga uurimine on saanud üha olulisemaks mitmete looduskaitsete küsimuste lahendamisel, taimeliikide elustrateegiate analüüsis kui ka populatsioonigeneetikas. Samblad, tänu oma võimele kiiresti reageerida muutuvatele keskkonnatingimustele, sobivad hästi püsiva levisepanga kujunemise ning paljunemisviiside vaheliste seoste uurimiseks (During 2001). Ka koosluste taastamisel hinnatakse levisepanga rolli degradeeritud alade „loodusliku taastumispotentsiaalina” (Thompson et al. 1997).

Levisepangas säilinud levised võimaldavad häiringu järel ala kiiresti koloniseerida ning levisepanga koosseisust sõltub ka häiringujärgse koosluse taimestiku mitmekesisus (Jonsson 1993; Ross-Davis & Frego 2004). Kuna levisepangas on levised (seemned, taimeosad, eosed) maapealsete häiringutegurite ja ärasöömise eest kaitstud ning seetõttu muutuvate elutingimuste suhtes sageli tolerantsemad kui maapealsed taimed, on võimalik levisepanka analüüsides kirjeldada ka

häiringueelset taimekooslust (Bakker et al. 1996a) ja saada infot selle häiringueelse koosseisu taastamiseks.

Laborikatsetes on näidatud, et suurem osa samblaliike pärkab substraadist vegetatiivsetest levistest, näiteks risoidmugulatest ja gametofüüdi fragmentidest (During et al. 1987; Bisang 1995). Sammaltaimede levisepangas ongi valdav roll vegetatiivse paljunemise vahenditel, erinevalt soontaimede levisepangast, mille põhiosa moodustavad taimede seemned. Küll on täheldatud mõnede klonaalsete soontaimede puhul ka risoomipungade esinemist mullas, kuid see pole siiski võrreldav rikka ja mitmekesise vegetatiivsete leviste varuga sammalde levisepangas (During 2001). Kuigi enamik samblaliike säilib levisepangas eoste või vegetatiivsete sigikehadena (During 2001), on sageli peaaegu võimatu teada saada, kas samblavõsu on idanenud eosest või mõnest vegetatiivsest levisest (During 1997).

Levisepanga mitmekesisus häiritud kooslustes (Grime 1979) sõltub sellest, milline oli kooslus enne häiringut, kui palju leviseid produtseeriti ja millised on leviste- ja seemnevarud mullas. On täheldatud, et levisepanga suurus kahaneb võrdelises seoses taimkatte hävimisest möödunud ajaga (Bakker et al. 1996a), kuna ka levisepank mullas on mõjutatud mullamikroobidest, seenhaigustest ja patogeenidest (During 1997). Jääksoode levisepank on aga enamasti koos turba kaevandamisega tugevalt kahjustatud ning liikide tärkamine sõltub olulisel määral ökoloogilistest tingimustest (Triisberg et al. 2013).

Taimekooslustes, milles domineerivad invasiivsed liigid, ei pruugi häiringu-eelsele taimekooslusele iseloomulikke liike levisepanga koosseisus olulisel määral ollagi. Levisepangas leiduvate, varasemale kooslusele omaste liikide konkurentsivõimest, võrreldes häiringujärgsete taimede levistega sõltub, kas tänu levisepangale suudab häiringueelne taimkatte taastuda (Skowronek et al. 2014). Turbasamblad, mis on just rabades ning hävivad turbamaardlate rajamise tagajärjel, kuuluvad püsikute hulka, ja olenemata varasemast taimkattest, esineb neid levisepangas suhteliselt vähem (During et al. 1987).

Koosluse liigiline mitmekesisus ei jaotu substraadis ja maapinnal ühtlaselt (During 2001). Võrreldes erineva elustrateegiatega liikide levisepanga suurust nende maapealse esinemissagedusega, selgub, et mitte iga elustrateegia jaoks pole leviste varu substraadis võrdväärse olulisusega (During et al. 1987). Need liigid, mis domineerivad maapinnal, ei oma sageli leviseid levisepangas, samas kui teised, mis on levisepangas arvukad, on maapinnal harvad või lausa puuduvad (During 2001).

Soontaimede seemnepank ja sammaltaimede levisebank toimivad tagatisena ebasoodsate ja muutlike keskkonnatingimuste üleelamiseks. Kui kõik seemned ei idane kohe, vaid püsivad mullas puhkeolekus, on populatsioonide jätkusuutlikkus palju kindlam ja risk väljasuremiseks väiksem (During 2001).

Üheaastaste ja efemeersete (enamasti tippkupraliste) sammaltaimede populatsioonide säilimine sõltub tugevamalt leviste, eriti eoste tootmise hulgast ja püsimisest levisepangas (Longton & Schuster 1983; During et al. 1987), kui maapealses koosluses domineerivatel püsigutel (During et al. 1987). Lühiealiste liikide levised võivad levisepangas püsida kaua aega (van Tooren et al. 1990), seega on leviste dormantsus on elustrateegia kujunemise oluline osa (During et al. 1987), kuna idanema hakkavad lühiealised ja kolonistidest liigid sageli alles tänu mõõdukale häirimisele maapinnale jõudmisel (During 1995).

Külgekupralised, pikaalase gametofüüdiga samblad levivad peamiselt kлонаalselt ning kuna sugulist ja vegetatiivset paljunemist esineb harva, on selliste liikide leviseid levisepangas vähe ning ka nende taimefragmendid ei säili substraadis kaua elujõulisena. Stabiilsetes kasvutingimustes suudavad külgekupralised samblad hästi ühe koha peal püsima jääda ning võsude külgsuunas kasvamisega edasi levida (Longton & Schuster 1983).

1.3 Invasiivsed liigid sooökosüsteemides

Keskkonnaministeeriumi koduleheküljel võõrliikide teemarubriigis (Võõrliigid: <https://www.envir.ee/et/voorliigid>) määratletakse võõrliike järgnevalt: „Võõrliik on liik, alamliik või madalam taksonoomiline üksus, mis on introductseeritud väljapoole tema harilikku levikuala, kus liik on elutsenud minevikus või kaasajal. Definiitsioon hõlmab ka nende liikide sellised osi, sugurakke, seemneid, mune või leviseid, mis võivad järglasi anda. Valdavalt kehtib ligikaudne reegel, et 10% immigrantidest naturaliseerub ja neist omakorda 10% muutub invasiivseteks. Invasiivne võõrliik on aga selline võõrliik, mis võib ohustada ökosüsteeme, elupaiku või liike, tekitades majaduslikku või keskkonnakahju. Invasiivsete liikide kahjulikkus seisneb järgnevas: sisenevad kohalikku toiduahelasse; konkureerivad teiste organismidega, täites samu nišše; võivad olla toksilised kohalikele liikidele, sh. inimesele; on patogeenide ja parasiitide kandjateks; hübriidiseeruvad lähedaste liikidega; nõrgendavad geneetiliselt kohalike populatsioonide kohastatust“.

Keskkonnatingimused võivad ajas muutuda ning algul ohutuna näiv liik võib talle sobivates tingimustes invasiivseks muutuda. Siiski ei saa mitte kõigist võõrliikidest invasiivseid, sest uue kasvukoha lokaalsed keskkonnatingimused määravad, kuidas ja millisel määral liigid eri piirkondades levida suudavad (Kukk et al. 2001). Vaid väike osa (10%) liikidest, mis oma looduslikust levilast väljapoole satuvad, jäävad uues kasvukohas püsima e. naturaliseeruvad kohalikus flooras. Neist omakorda kümnendik hakkab edasi levima e. muutub invasiivseks (Williamson 1999). Liigi invasiivistumisel on olulise tähtsusega ka alg-asurkonna arvukus ning elupaiga vastupanuvõime (Kukk et al. 2001). Jääksood on häiritud kooslustena väikese vastupanuvõimega ja potentsiaalselt invasiivsete taimeliikide jaoks potentsiaalselt hea kasvukoht.

Invasiivsete liikide domineerimine takistab rikutud koosluste taastaimestumise protsessi, kuna võib välja tõrjuda kohaliku vegetatsiooni konkurentsitundlikumad liigid (Kusler & Kentula 1990; McKinstry & Anderson 1994; Galatowitsch et al. 1999a). Seetõttu on invasiivsete liikide leviku kontrolli alla saamine koosluste taastamisel, ka soode taastamistöödel, oluline juba algfaasis (Reinhardt Adams & Galatowitsch 2008). Vahel unustatakse laiaulatuslike taastamistööde käigus ära aktiivse taastaimestamise olulisus ja eeldatakse, et kui invasiivne liik on eemaldatud, koloniseerivad looduslikud taimed ala iseenesest ja kergesti (Reinhardt Adams & Galatowitsch 2008; Galatowitsch et al. 1999a). Selline seisukoht lähtub arvamusest, et taimede looduslik isekoloniseerimis-protsess on märgalade taastaimestamisel parim strateegia, kui looduslikud tingimused alal on eelnevalt juba taastatud (Mitsch et al. 1998). Mitmetes katsetes on aga tõestatud, et taimede iseeneslik kasvama hakkamine on selliselt taastamistööd planeerides väga raskendatud ja taastamise tulemusel saadud kooslus on liigivaene looduslike liikide levimisbarjääride ning raskuste tõttu rajada püsivat populatsiooni (Reinhardt Adams & Galatowitsch 2008; Forbes 1999; Mulhouse & Galatowitsch 2003).

California rohumaadel tehtud uuringud näitasid, et pärast invasiivse liigi eemaldamist on looduslike liikidega koosluse taastumine keeruline seetõttu, et invasiivse liigi levised on jätkuvalt levisepangas ning invasiivne liik võib olla aja jooksul keskkonna- ja kasvukohatingimusi teistele liikidele ebasoodsalt muutnud (Seabloom et al. 2003a, 2003b). Invasiivse liigi tõrjumise järel ootab uusi, ala koloniseerida soovivaid liike ees kõrge valguskiirguse ja madala konkurentsiga keskkond, mis paraku on aga taaskord soodne pinnas invasiivsetele liikidele, kel on vabale substraadile ja häiringulisse kooslusesse lihtsam tungida kui terviklikult funktsioneerivasse looduslike tingimustega kooslusesse (Elton 1958; Rejmánek 1989; Hobbs & Huenneke 1992). Samuti võivad

invasiivsete liikide leviste püsimine levisepangas ka võõrliigist puhastatud maapinnakoosluses looduslikest liikidest taimkatte kujunemisele olla oluliseks takistuseks (Matus et al. 2003).

Seega, liigirikkuselt mitmekesisemad kooslused on resistentsemad invasivsete liikide invasioonile, kui häiringuga kooslused (Elton 1958). Tunnustatud mehhanism selle taga on liikide paljususest tulenevad tugevamad konkurentsisuhted, mistõttu uutele kolonistidele on kasutada vähem ruumi ja ressursse (Elton 1958, Case 1990). Uuringutes, kus on tehtud nii katseid kui ka vaatlusi välitingimustes, on jõutud tulemusteni, et oludes, kus katse- ja vaatlustingimused on võrreldavad, vähendab koosluse mitmekesisus invasiooni edukust, kuigi sageli ei pruugi tulemused seletuda ainult mitmekesisusega. Ka levisepangast tärkavad liigid ja mikrohäiringud võivad invasiivse liigi sissetungi kooslusesse mõjutada (Levine 2000; Stachowicz et al. 2002a) ning koosluse mitmekesisust tuleks vaadata kui üht invasiooni edukusega korrelatsioonis olevat faktorit, sealjuures teised olulised faktorid on näiteks leviste hulk levisepangas ja häiringud (Tilman 1999, Stachowicz & Tilman 2005). Invasiivse liigi kooslusesse tungimise edukus ei sõltu ainult koosluse omadustest, vaid ka invasiivse liigi ökoloogilistest nõudlustest (Stachowicz & Tilman 2005).

1.4 Sammaltaimede elustrateegiad

Liikide või populatsioonide elustrateegiaid võib kirjeldada kui koossevolutsioneerunud adaptiivseid omadusi (Stearns 1976). "Ökoloogialeksikonis" (Masing 1992) on elustrategia defineeritud kui „olulisimate kohastumuste kogum, mis tagab liigi populatsioonide säilimise läbi põlvkondade. Taimede elustrategiate jaotuse aluseks on võetud peamiselt liigi konkurentsivõime, ebasoodsate olude talumise viis ja populatsioonidünaamika laad”.

Taimede levikustrateegiad (Grubb 1977) sõltuvad koosluses toimuvatest protsessidest, häiringumustritest ja stressist ning nende taluvuse põhjal on Grime'i klassifikatsioonis (1974, 1977, 1979) jaotatud soontaimed üldistatult ruderaalideks, stressitolerantseteks ja tugeva konkurentsivõimega liikideks. Selle jaotuse järgi tõrjuvad tugevad konkurendid keskkonnas, kus stressi ja häiringuid on vähe, nõrgemad taimed välja. Ruderaalid on aga kohastunud tingimustega, kus stress puudub ja toitaineid on piisavalt, kuid koosluses esinevad pidevad häiringud. Need liigid on head häiringulaikude koloniseerijad. Stressi taluvad taimed kasvavad väheste ja nõrkade häiringute tingimustes, kus on aga stressirikas kasvada ebasoodsate keskkonnatingimuste tõttu (Grime 2001; Grime et al. 1988). Kuna ekstreemseid tingimusi on vähestes keskkondades, kus võiks saada eelise mõni kindel strateegia, esineb kõigi jaotuste puhul vahevorme (Grime et al. 1988).

Soontaimede elustrateegiaid on uuritud juba eelmise sajandi algusest saadik, kuid sammaltaimede elustrateegiaid on hakatud uurima märgatavalt hiljem. Sammalde elustrateegiatega kõige paremini sobituv Grime'i 1970-ndatel välja töötatud kolmerühmaline süsteem soontaimede kohta (During 1979).

Kuna sammalde elutsüklis domineerib haploidne faas, vegetatiivne paljunemine on sage väga paljudel liikidel ja levimisvõime on liigiti väga varieeruv, on sammalde elustrateegiate eraldi väljatoomine põhjendatud ja need on palju uuritud soontaimede ja loomade elustrateegiatest erinevad (During 1979). During (1979, 2000) on jaotanud samblad elustrateegiate järgi kuude põhirühma (Tabel 1).

Sammalde kasvamisel ja elutsüklis on strateegiaid defineerivatena erilist tähelepanu saanud sugulise paljunemise mehhanismid, paljunemisviiside fenoloogia, geenivoolu ulatus katsealal, ja levimismustrid (During 1979). Kuna sammaldel on sage iseviljastumine, gameedid ei kandu eriti kaugemale ja vegetatiivne paljunemine on sage, on need põhjused kaalukad, et raskendada mitmekülgse genofondi säilitamist, kus toimuks ka piisaval määral geenide vahetust. Anderson ja Lemmon (1974) on andnud selle kohta kokkuvõtva hinnangu, et sammalde liikide püsimist ei hoia mitte ainult geenivool, vaid ka keskkonnasurve. Olulised on ka sambaliikide elustrateegiate kujunemisel kasvuvorm, leviste suurus, valmimisaeg ja levimisvõime, ning ka maaapealse gametofüüdi eluiga (During 1979, 2000). Kasvuvormi ja elustrateegia vahel on tugev korrelatsioon (Joenje & During 1977). Nii on akrokarpsetel (tippkupralistel) sammaldel püstiste võsudega tihedad, mitmeaastased mättad, substraadi ligi hoidvad pleurokarpsed (külgekupralised) samblad suudavad aga hästi külgsuunas levida, ületades lühikese ebasoodsa kasvusubstraadi vahemaa jõudes järgmise sobiva kasvusubstraadini. See annab külgekupralistele stabiilsete tingimustega kasvukohas tugeva konkurentsieelise (Warming 1884).

Vegetatiivsesse paljunemisse, nagu ka sugulisse paljunemisesse investeerimine on kulukas ja see väljendub võsude kasvu ja taimede ellujäämisel edukuse pealt kokkuhoidmises (During 2000). Teadlaste MacArthur ja Wilson (1967) poolt välja pakutud r- ja K-strateegiad on tuntud näide elustrateegiatest, mis seletuvad nende kompromissidena (During 2000). Arvatakse, et sammalde puhul on märgata negatiivset seost maaapealse gametofüüdi eluea ja paljunemiskulutuste vahel, kuid täpseid mehhanisme veel ei teata (During 2000). Koosluses domineerivate elustrateegiate põhjal

saab iseloomustada häiringu, stressi ja konkurentsi tugevust keskkonnas ning uurida erinevate keskkonnafaktorite ja protsesside suhtelist tähtsust (Vandvik & Birks 2002).

Tabel 1. Sammaltaimede elustrateegiate süsteem During (1992, 2000) järgi.

Potentsiaalne eluiga	Eosed: Arvukalt, väikesed ($< 20 \mu\text{m}$)	Eosed: Vähe, suured ($> 20 \mu\text{m}$)	Kulutused paljunemisele (<i>reproductive effort</i>)
< 1 aasta	Fugitiivid (<i>fugitives</i>)	Aastane süstikliik (<i>annual shuttle</i>)	Kõrged
Mõni aasta	Kolonistid (<i>colonists</i>) Efemeersed kolonistid (<i>efemeral colonists</i>) Kitsas mõistes kolonistid (<i>sensu stricto colonists</i>) Pioneerkolonistid (<i>pioneers</i>)	Lühiealine süstikliik (<i>short-lived shuttle</i>) Pikaealine süstikliik (<i>long-lived shuttle</i>)	Keskised
Palju aastaid	Pikaealine püsik (<i>perennial stayers</i>) Konkureeriv püsik (<i>competitive perennial</i>) Stressitaluv püsik (<i>stress-tolerant perennial</i>)	Dominant	Madalad

1.5 Töö eesmärk ja hüpoteesid

Uurida eksperimentaalselt, kas jääksoodes looduslikele sookooslustele iseloomulike tingimuste taastamine võimaldab invasiivse iseloomuga võõr-kõverharjaku levikut kontrollida. Tulemused annavad olulist infot keskkonnatingimuste parandamise tähtsusest jääksoodes ning võimaldavad selgitada võõr-kõverharjaku ökoloogilist tolerantsust.

Hüpoteesid:

1. Rikutud soode taastaimestamise protsessis ei ole võõr-kõverharjakul kasvueelset teiste akrokarpsete liikide ees.

2. Looduslikes tingimustes pole invasiivse võõr-kõverharjaku elustrateegia edukas ja looduslikes rabades tavaline raba-karusammal kasvab ja levib temast paremini.

2. Materjal ja metoodika

Erinevate ökoloogiliste tegurite mõju hindamiseks jääksoodes invasiivse võõrliigi ja rabadele iseloomuliku samblaliigi kasvubioloogiale viidi läbi kaks laborikatset: 1) samblavõsude ja 2) levisepanga kasvatamine kontrollitud laboritingimustes, mis imiteerivad erinevaid ökoloogilisi tingimusi jääksoodes. Katses kasutatud liigid ja levisepanga proovid on kogutud Tässi jääksoost, liikide esinemiskohtadest, kus samblaliigid moodustasid ühtlaseid tihedaid kogumikke. Kasvatamiseks võeti taimi ainuliigilistest kogumikest (Joonis 1).



Joonis 1. Võõr-kõverharjaku padjand (vasakul) ja raba-karusammal katsematerjali kogumiskohas Tässi jääksoos.

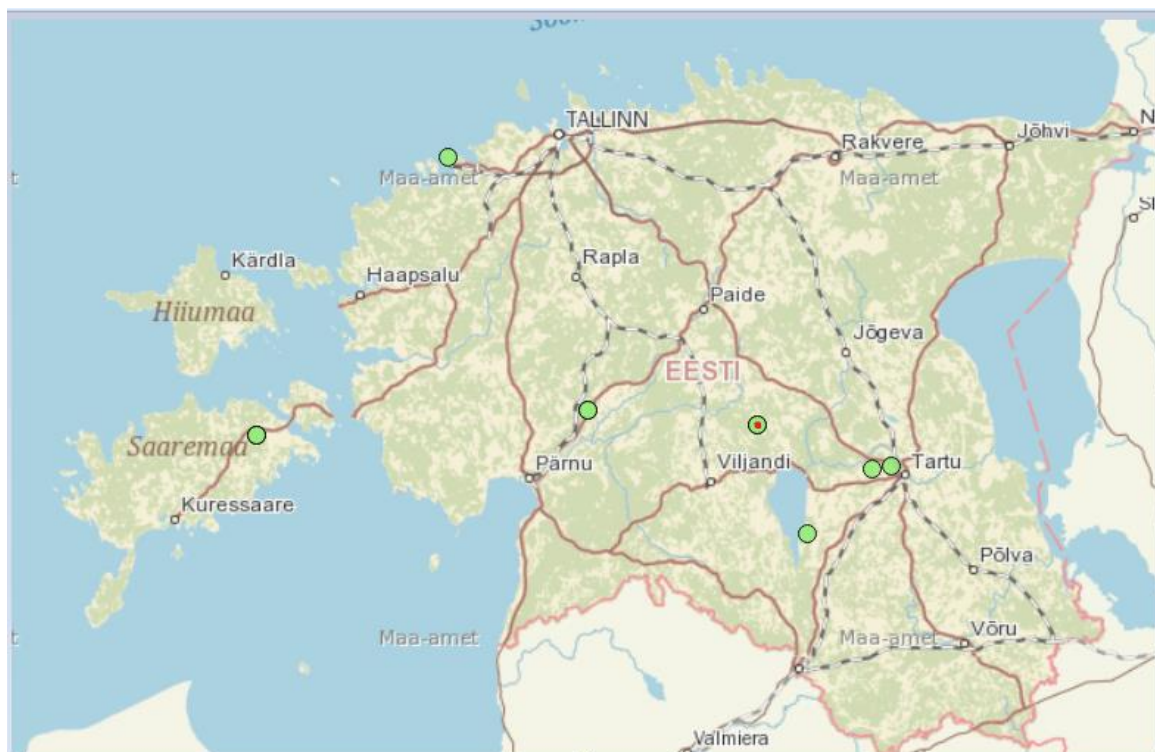
2.1 Uuritavad liigid

2.1.1 Võõr-kõverhajak (*Campylopus introflexus*) Hedw. Brid.

Võõr-kõverharjak on akrokarpne püsik kaksikhambaliste (*Dicranaceae*) sugukonnast lehtsammaltaimedete (*Bryophyta*) hõimkonnast. Võõr-kõverharjak kasvab tihedate padjandite või muruna turvasmullal või liival. Lehed on lantsetjad, 4–6 mm pikad, hüaliinse tipukarvaga (Frahm 2002). Liik paljuneb edukalt nii eostega kui ka vegetatiivselt (Söderström 1992).

Võõr-kõverharjaku looduslik leviala on lõunapoolkeral: Lõuna-Ameerikas, Aafrikas ja Austraalia lõunaosas, ka Vaikse ookeani, Atlandi ja India ookeani saartel (Gradstein & Sipman 1978,

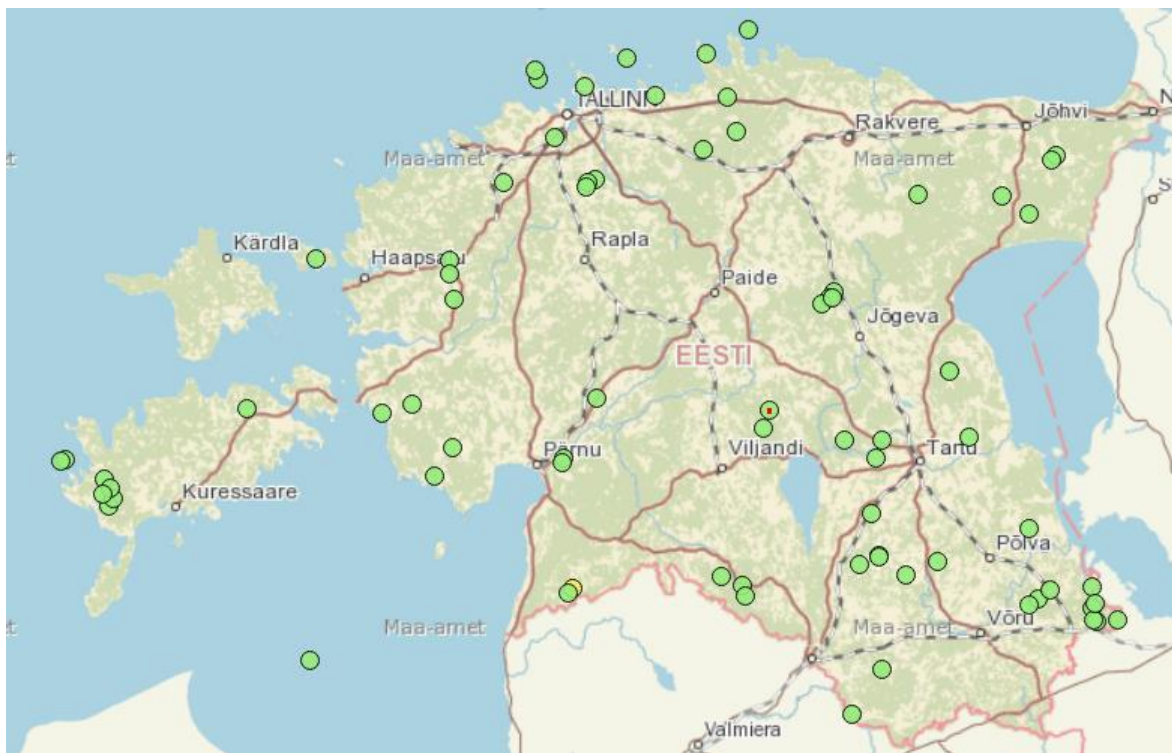
Söderström 1992). Põhja-poolkerale on liik sisse toodud, esmakordselt leiti teda 1941. a. Suurbritannia lõunaosas (Richards 1963). Võõr-kõverharjakut on leitud kõigist Euroopa riikidest, v.a. Soomest ja Teravmägedelt (Hodgetts 2015). Eestist koguti liik esmakordselt 2000. aastal. Praeguseks on võõr-kõverharjakul teada seitse leiukohta üle Eesti (Joonis 2).



Joonis 2. Võõr-kõverharjaku (*Campylopus introflexus*) leiukohad Eestis (rohelised täpid). Kaardi aluseks andmebaasi PlutoF (<https://elurikkus.ut.ee/kirjeldus.php?lang=est&id=3363> 20.03.2018). Katseks kogutud taimede esinemiskoht - Tassi jäaksoo katseala - on tähistatud punase täpiga.

2.1.2. Raba-karusammal (*Polytrichum strictum*) Bridel, J. Bot. (Schrader)

Raba-karusammal on kahekojaline akrokarpne püsik karusamblaliste (*Polytrichaceae*) sugukonnast, lehtsamaltaimede (*Bryophyta*) hõimkonnast. Raba-karusammal on sinakas- või pruunikasrohelist tihemurusal kasvavate võsudega. Lehed on 4–6 mm pikad, kitsas-lantsetjad, pruuni hambulise tipuga. Raba-karusammal kasvab peamiselt looduslikes rabades mätastel turbasammalde vahel (Smith 1976; Merrill 2007). Raba-karusammal on tsirkumpolaarse levikuga liik, mida esineb enamuses Euroopa riikides (Hodgetts 2015 ning on ka Eestis sage (Vellak et al. 2015).



Joonis 3. Raba-karusambla (*Polytrichum strictum*) levik Eestis. (rohelised täpid). Kaardi aluseks andmebaasi PlutoF (<https://elurikkus.ut.ee/kirjeldus.php?lang=est&id=6478> 11.05.2018). Katseks kogutud taimede esinemiskoht – Tässä jääksoo katseala – on kaardil tähistatud punase täpiga.

2.2 Katsete metoodika

Katsetes kasutatud samblaliigid ja kasvusubstraadiks vajalik turvas katse jaoks koguti Tässä jääksoost, Viljandimaalt Suure-Jaani vallast. Elus turbasamblakiht, mida kasutati katses, koguti lähedal asuvast Soosaare rabast, alalt, mida valmistatakse ette turbakaevandamiseks. Kogumiskohas oli tüüpiline rabakooslus, samblaid koguti soontaimedest vabadest kohtadest madalamatelt mätastelt, kus domineeris lillakas turbasammal (*Sphagnum magellanicum*), lisaks esines ka pruuni ja punast turbasammalt (*S. fuscum*, *S. rubellum*). Katseks vajalik materjal koguti 30. juulil 2017 ning kahe järgneva päeva jooksul pandi samblavõsud laboris kasvama, seni, ja katse ülespanemise jooksul hoiti taimi jahedas ja niiskena.

Mõlemad katsed viidi läbi Tartu Ülikooli Raja tn. katsebaasis, taimi kasvatati kasvukambris Percival Scientific Intellus Control System, mudel E-35L. Keskkonnaparametrite mõju uurimise katse kestis kolm kuud (3.08 – 8.11. 2017). Levisepanga katse kestis kokku 6 kuud, 3.08. 2017 kuni 31.01. 2018. Katsete kestel oli 12 tunnine päevapikkus, kasvukambris oli samblavõsude katse ajal keskmine temperatuur 19,0°C ja niiskust keskmiselt 56,2% ning kogu levisepanga katse ajal oli temperatuur ja niiskustase vastavalt keskmiselt 19,3°C ja 53,65%.

2.2.1 Samblavõsude kasvatamine erinevates tingimustes.

Võõr-kõverharjaku ja raba-karusambla ainuliigilisi võsusi kasvatati erinevates valgustingimustes, veetasemetel ja substraatidel. Samblavõsusi kasvatati 9 cm x 6 cm x 5cm suurustes topsides, mis olid pealt kaetud kaanega, et vähendada aurustumist. Igasse topsi paigutati 10 võsu ühest liigist. Mõlema liigi võsusi kasvatati igas kombinatsioonis viies korduses (Tabel 2) (Lisa 1).

Tabel. 2. Samblavõsude kasvatamise laborikatse disain.

Kombinatsioon	Valgustus	Veetase	Substraat	Korduste arv	
				Võõr-kõverharjak	Raba-karusammal
VK	valge	kõrge	Paljas turvas	5	5
VKS	valge	kõrge	Turbasammalde kiht	5	5
VM	valge	madal	Paljas turvas	5	5
VMS	valge	madal	Turbasammalde kiht	5	5
PK	pime	kõrge	Paljas turvas	5	5
PKS	pime	kõrge	Turbasammalde kiht	5	5
PM	pime	madal	Paljas turvas	5	5
PMS	pime	madal	Turbasammalde kiht	5	5

Varjutamiseks kasutati valgust hajutavat aiandusvõrku, mis tagas valgus- ja varjutingimuste umbes kümnekordse erinevuse. Pooled topsid olid valges ja pooled pimedas (Lisa 1). Valges olevate topside keskmine valgustatus katse jooksul oli 16540 lux ja katteloori all olevate topside keskmine valgustatus 1846 lux. Topside asukohti vahetati igal kastmiskorral vastava valgusmanipulatsiooni piires.

Katse alguses pandi igasse kõrge veetasemega turbasubstraadiga topsi 30 ml destilleeritud vett ja madala veetasemega topsi 15 ml. Hiljem jälgiti et veetase oleks samasugune. Kõrge veetaseme töötamise korral oli turbasubstraat märg turba pinnani (katsudes vesine) ning madala veetaseme korral vaevalt niiske. Turbasamblakihiga topsides määratles kõrge veetaseme hoidmist kastmisel

veetase ~2 cm topsi põhjast (Lisa 1) ja madala veetaseme korral 0,5 cm topsi põhjast. Katse ülespanemisel valati kõrge veetasemega topsi ~120 ml destilleeritud vett ja madala veetaseme topsi ~40 ml.

Esmalt kaaluti pooltesse topsidesse enam-vähem võrdne kogus turvas (35 – 40 g) ning ülejäänud topsid kaeti ühtlaselt umbes 3 cm elusate turbasamblavõsudega. Katses kasutatud liikide võsud lõigati tipuosast mõõdetuna 1 cm pikkuseks ning igasse topsi “istutati” 10 võsu ühest liigist (Lisa 1)

Katse lõpus loendati kõigepealt topsis iga võsu ümbruses 1 cm raadiuses sama liigi võsude arv. Seejärel eemaldati võsud ettevaatlikult topsist ülejäänud mõõtmiste läbiviimiseks. Võsud kuivatati ning mõõtmiste teostamiseks niisutati kõiki võsuid 30 sekundit vees ning liigse vee eemaldamiseks hoiti paar sekundit kuivatuspaberi vahel. Katse alguses olid kõik võsud 1 cm pikkused, katse lõpus mõõdeti nende pikkus ning arvutati juurdekasv, loendati külgokste arv ja kõige alumise külgoksa pikkus. Lisaks kaaluti 10 võsu kaal, kui samblad olid eelnevalt pool minutit vees niiskemaks läinud ning seejärel kuivatuspaberile asetatud. Arvutustes kasutati kümne võsu keskmisi.

2.2.2 Levisepanga katse

Levisepanga katse jaoks koguti 10 kohast turvast võõr-köverharjaku mätaste lähedusest, kuni 5 cm sügavuselt maapinnast, eemaldades eelnevalt õhukese okka- ja kulukihi (Lisa 1). Turvas segati kokku viieks kotiks, mis jagati uuesti pooleks, et ühtlustada turbaproove. Katse ülesseadmisel jagati 10 turbaproovi kaheks, millest üks osa kaeti elusa turbasamblakihiga. Turvas jaotati kahte topsi enam-vähem võrdselt, ühes topis oli keskmiselt 34 g turvast (28 – 40 g). Pooled turbakihiga topsid kaeti lisaks veel turbasamblakihiga. Levisepanga katset kasteti põhimõttel, et topsid oleksid püsivalt niisked, aga mitte liigniisked ega kuivad. Niiskustaset kontrolliti näpuga vajutades, et vesi tuleks välja, kuid et turbapind poleks üleni vesine. Levisepanga katse viidi läbi samas kasvukambris ja samadel tingimustel kui võsude kasvatamine, valgustingimused olid kõikidel topsidel samad (keskmiselt 16 540 lux).

Katse lõpus registreeriti tärganud samblaliikide võsude arv ja nende katvus topsides, lisaks hinnati võõr-köverharjaku ja raba-karusambla elujõulisust (Lisa 1).

Liigi elujõulisuse hindamiseks koostati skaala:

- 1) hea – liigi kõik võsud olid hea pikkuskasvuga, rohelised ja väliselt värsked. Kiduraid

võsused esines alla 10 %;

- 2) halb – topsis domineerisid pruuniks läinud ja kidurad võsud, võis esineda ka üksikuid heas konditsioonis võsused, kuid nende osakaal jäi alla 10%.

2.3 Andmete analüüsi metoodika

Keskkonnaparameetritega manipuleerimise katse andmetöötluses kasutati topsides kasvatatud 10 võsu keskmisi mõõtmistulemusi. Valguse, veetaseme ja substraadi mõju võõr-kõverharjaku (*C. introflexus*) ja raba-karusambla (*P. strictum*) kasvunäitajatele hinnati üldistatud lineaarsete mudelite alusel, kasutades programmpaketti Statistica 13.3. Keskkonnaparameetrite mõju kahe samblaliigi mõõdetud tunnustele hinnati ühe- ja mitmefaktorilise dispersioonanalüüsi abil (*one-way* ANOVA ja *factorial* ANOVA). Hindamaks elusa turbasamblakihiga katmise mõju liikide levispangast tärkamisele ja elujõulisusele kasutati samuti ühe- ja mitmefaktorilist dispersioonanalüüsi (*one-way* ANOVA ja *factorial* ANOVA). Rühmadevaheliste erinevuste hindamiseks kasutati Tukey HSD testi. Statistiliselt oluliseks loeti erinevusi, mille puhul $p < 0,05$.

Võõr-kõverharjaku ja raba-karusambla morfomeetriliste mõõtmete ja elujõulisuse näitajate omavahelisi seoseid hinnati Pearsoni korrelatsioonikordajate alusel.

3. Tulemused

3.1 Ökoloogiliste tingimuste mõju sammalde kasvule

Katseaja jooksul kasvasid mõlema liigi võsud pikemaks, raba-karusambla võsude pikkus katse lõpus oli keskmiselt 1,37 cm, võõr-kõverharjaku pikkuskasv veidi väiksem (Tabel 3). Katse lõpuks oli mõlema liigi võsude biomass suurenenud üsna samal määral. Kui kasvama pandi harunemata võsud, siis katse lõpuks oli eriti võõr-kõverharjaku võsudel moodustunud ohtralt külgoksi, keskmiselt pea kaks korda rohkem kui raba-karusamblal, samuti loendati katse lõpus võõr-kõverharjaku läheduses rohkem võsused kui raba-karusambla ümbruses (Tabel 3).

Kummalgi liigil ei esinenud katse alguses sporofüüte ning neid ei ilmunud ka katse lõpuks.

Tabel 3. Võõr-kõverharjaku (*Campylopus introflexus*) ja raba-karusambla (*Polytrichum strictum*) võsude katse lõpus mõõdetud parameetrid.

Mõõdetud parameeter	<i>Campylopus introflexus</i>			<i>Polytrichum strictum</i>		
	Kümne võsu keskmine	min	max	Kümne võsu keskmine	min	max
Võsu pikkus (cm)	1,105	1	1,28	1,373	0,78	2,01
Külgoksa pikkus (cm)	0,763	0,08	1,53	1	0,09	1,39
Biomassi juurdekasv (g)	0,015	0,008	0,023	0,013	0,003	0,026
Külgokste arv	1,212	0,3	2,4	0,78	0,1	2,4
Võsude arv lähikonnas (Ø 1 cm)	9,78	0	51	1,3	0	6

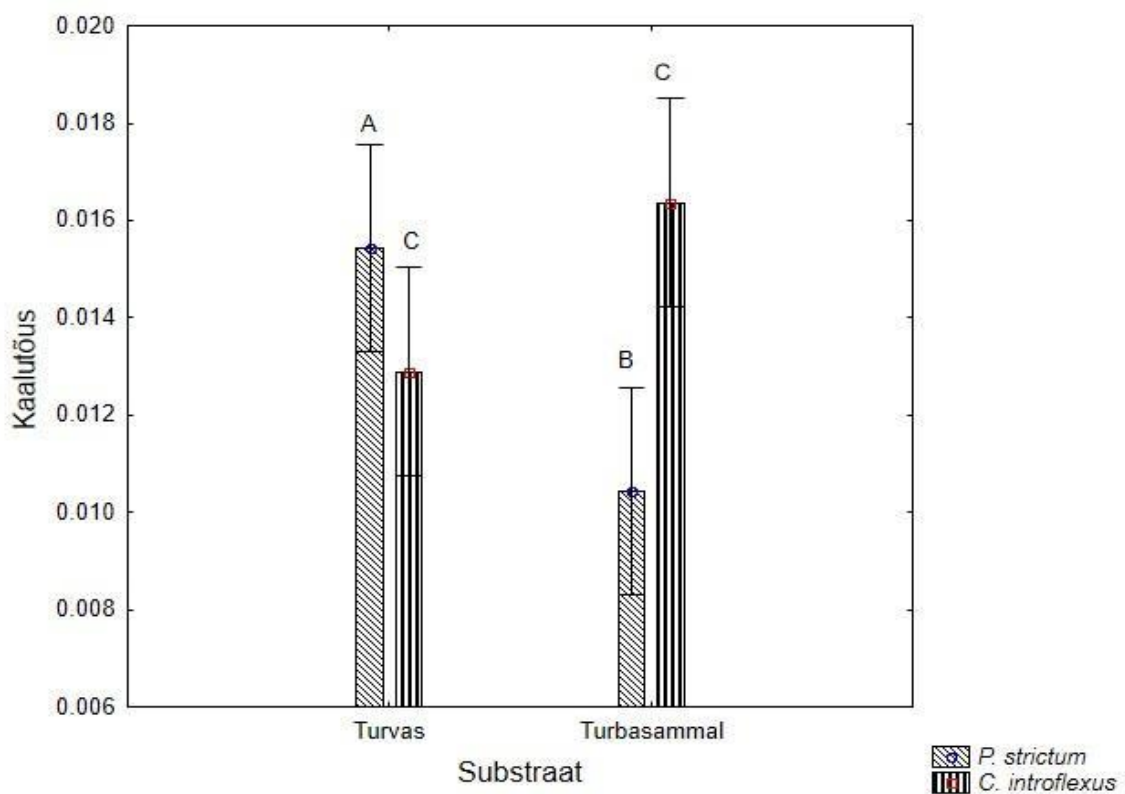
Võõr-kõverharjaku kaalutõus oli olulises positiivses korrelatsioonis külgokste arvu ja nende pikkusega. Raba-karusambla kaalutõus oli olulises positiivses seoses külgokste arvu ja pikkuskasvuga, kuid korreleerus negatiivselt külgokste arvuga (Tabel 4).

Tabel 4. Võõr-kõverharjaku ja raba-karusambla mõõdetud morfomeetriliste näitajate vahelised korrelatsioonikordajad. Paksus kirjas on statistiliselt olulised korrelatsioonid ($p < 0,05$).

Mõõdetud parameeter	Biomassi juurdekasv	Võsu pikkus	Külgokste arv	Külgoksa pikkus
<i>Campylopus introflexus</i>				
Biomassi juurdekasv	1			
Võsu pikkus	0,09	1		
Külgokste arv	0,48	-0,00	1	
Külgoksa pikkus	0,6	0,02	0,15	1
<i>Polytrichum strictum</i>				
Biomassi juurdekasv	1			
Võsu pikkus	0,4	1		
Külgokste arv	0,25	-0,43	1	
Külgoksa pikkus	-0,11	-0,26	0,51	1

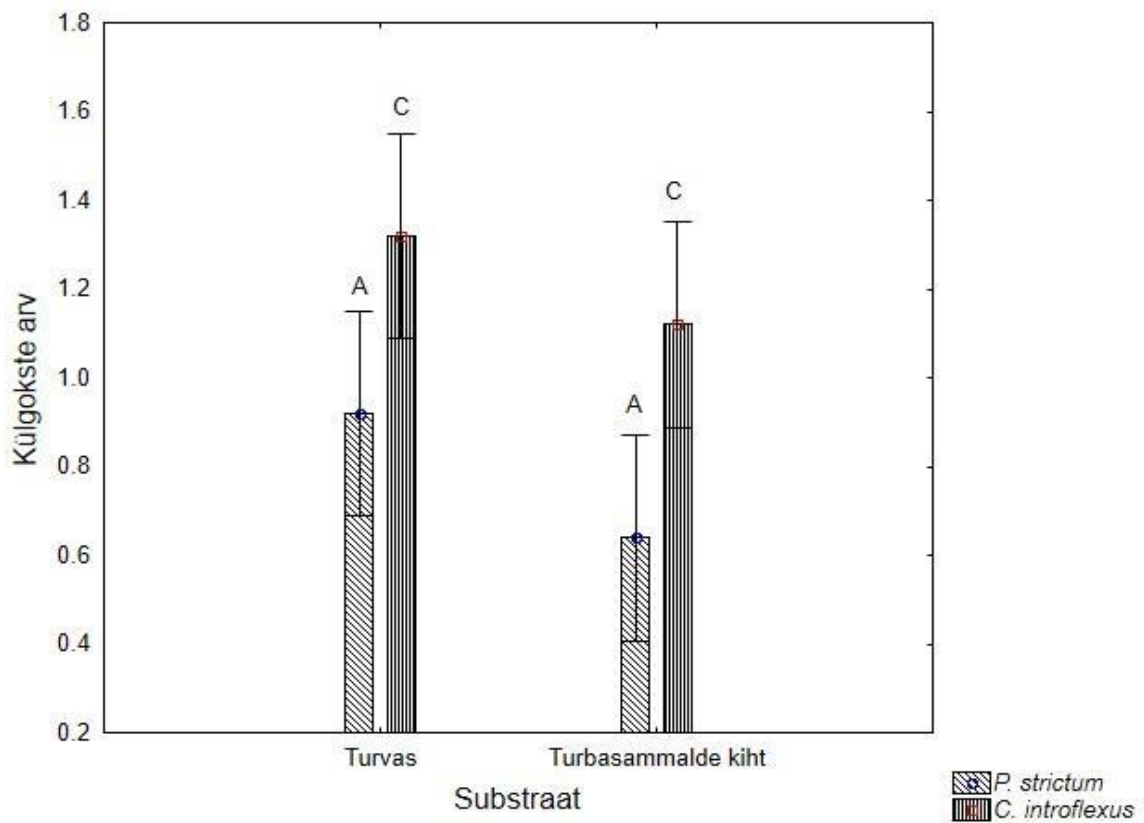
3.1.1 Substraadil

Substraadil oli statistiliselt oluline mõju katsealuste samblaliikide biomassi suurenemisele ($F(1, 76)=15,616$, $p < 0,001$) (Joonis 4). Raba-karusambla kaalutõus ühe võsu kohta oli paljal turbal kasvades statistiliselt oluliselt suurem kui elusal turbasamblakihil kasvades (Joonis 4). Võõr-kõverharjak käitus vastupidiselt: turbasammalde vahel kasvades oli võsude kaalutõus katse lõpus suurem kui paljal turbal kasvanud võsudel, kuid erinevused jäid statistiliselt siiski ebaoluliseks (Joonis 4). Taimede pikkuskasvule substraadil mõju ei avaldanud ($F(1, 76)=0,009$, $p=0,923$).

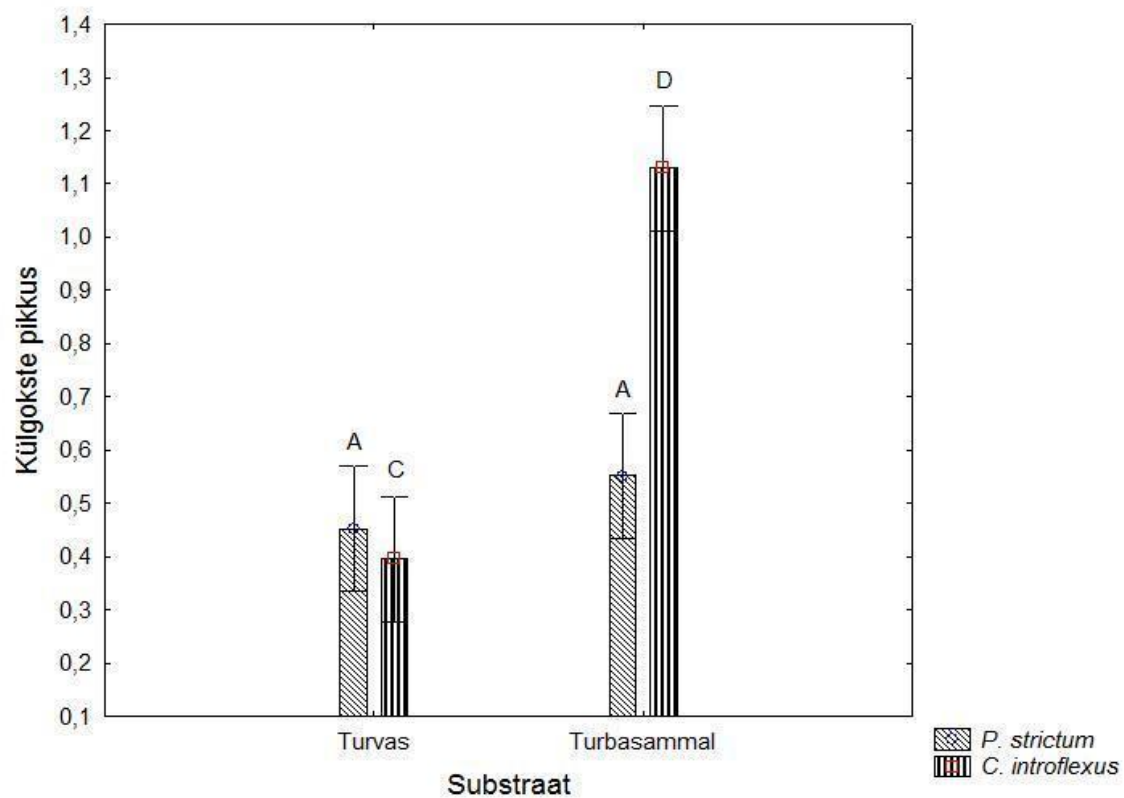


Joonis 4. Raba-karusambla ja võõr-kõverharjaku võsude keskmine kaalutõus (\pm SD) eri substraatidel kasvades. Erinevad tähed tähistavad üksteisest oluliselt erinevaid väärtusi Tukey HSD testi tulemusel ($p < 0,05$).

Substraat ei omanud olulist mõju külgakste rohkusele võsul ($F(1, 76) = 0,120$, $p = 0,730$), kuid mõlema liigi võsudel moodustus pisut rohkem külgaksti paljal turbal kasvades (joonis 5). Substraat mõjutas oluliselt mõlema samblaliigi külgakste pikkuskasvu ($F(1, 76) = 28,874$, $p < 0,001$). Kuigi ka raba-karusamblal olid turbasammalde vahel kasvades pisut pikemad külgakstad, ei olnud vahe oluliselt erinev võrreldes paljal turbal kasvanud võsudega. Ainult võõr-kõverharjaku külgakste pikkus oli turbasammalde vahel kasvades statistiliselt oluliselt suurem võrreldes paljal turbapinnal kasvanud taimedega (joonis 6).



Joonis 5. Raba-karusambla ja võõr-kõveharjaku võsude külgokste keskmine arv (\pm SD) eri substraatidel kasvades. Erinevad tähed tähistavad üksteisest oluliselt erinevaid väärtusi Tukey HSD testi tulemusel ($p < 0,05$).

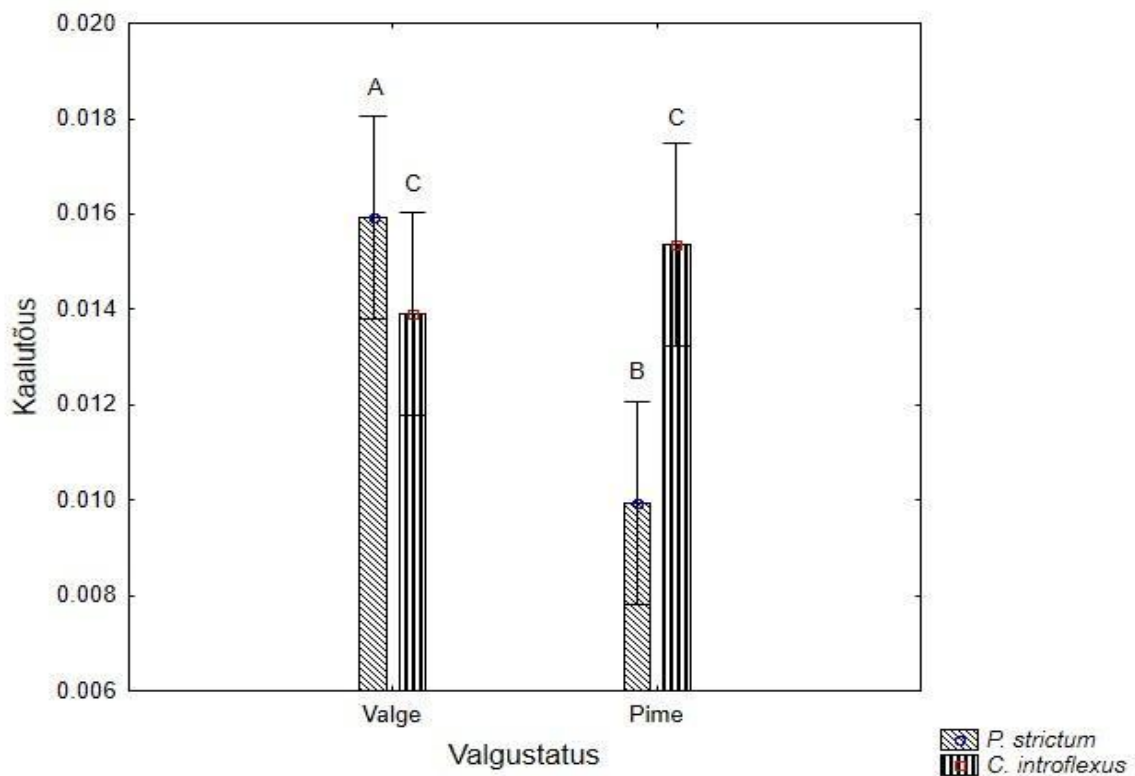


Joonis 6. Raba-karusambla ja võõr-kõveharjaku võsude külgokste keskmised pikkused (\pm SD) eri

substraatidel kasvades. Erinevad tähed tähistavad üksteisest oluliselt erinevaid väärtusi Tukey HSD testi tulemusel ($p < 0,05$).

3.1.2 Valgus

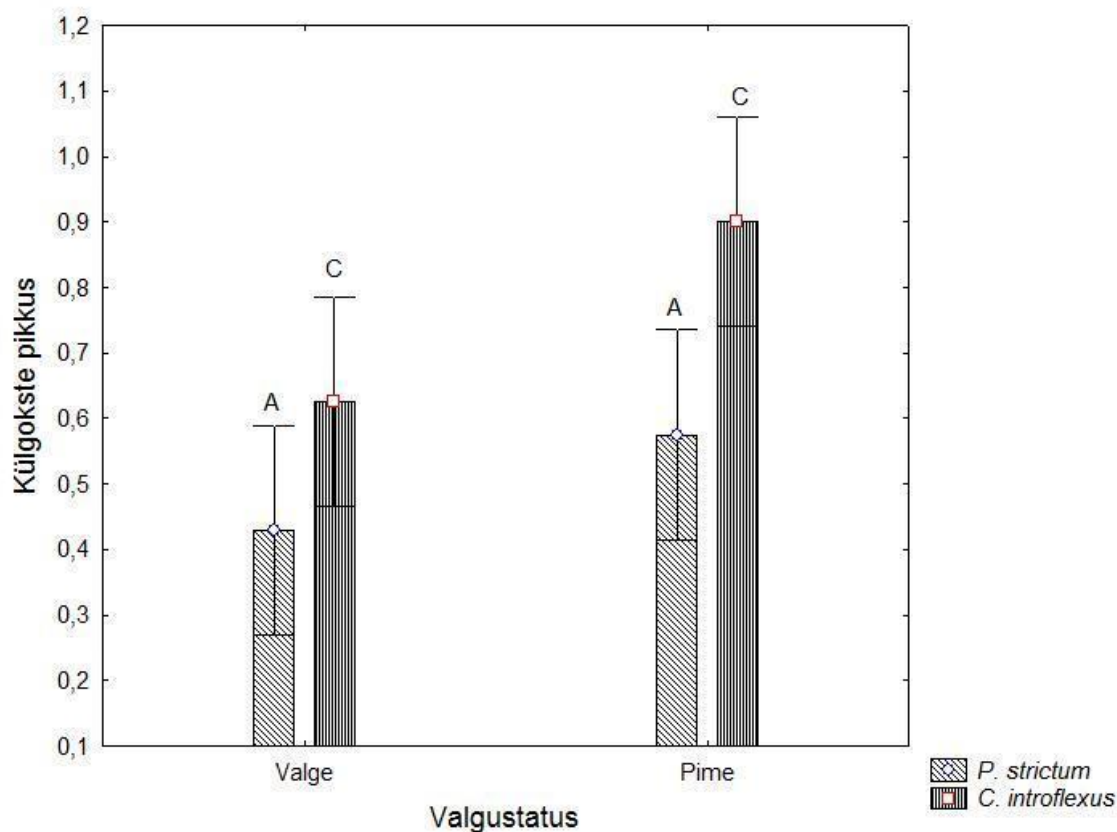
Raba-karusambla kaalutõus oli statistiliselt olulisel määral suurem valguses kui varjutingimustes kasvades (Joonis 7). Kuigi võõr-kõverharjaku kaalutõus oli varjutingimustes pisut suurem kui valguses, ei olnud erinevus oluline (Joonis 7). Valgustaseme mõju mõlema liigi võsude lõpp-pikkustele oli väike ($F(1, 76) = 0,204$, $p = 0,653$).



Joonis 7. Raba-karusambla ja võõr-kõverharjaku võsude keskmine kaalutõus (\pm SD) eri valgustasemetel kasvades. Erinevad tähed tähistavad üksteisest oluliselt erinevaid väärtusi Tukey HSD testi tulemusel ($p < 0,05$).

Mõlemal valgustasemel produtseeris võõr-kõverharjak rohkem külgoksi kui raba-karusammal, kuid valguses ei olnud liikidel erinevus külgokste arvu statistiliselt oluline. Mõlemad liigid kasvasid varjutingimustes pikemaid külgoksi ($F(1, 76) = 0,644$, $p = 0,425$), kuid külgokste pikkuskasvu erinevus eri valgustingimustes oli raba-karusamblal statistiliselt ebaoluline. Võõr-kõverharjak kasvatas mõlemal valgustasemel pikemaid külgoksi kui raba-karusammal ja pisut pikemad olid

võõr-kõverharjaku külgoksad pimedas kasvades (Joonis 8).

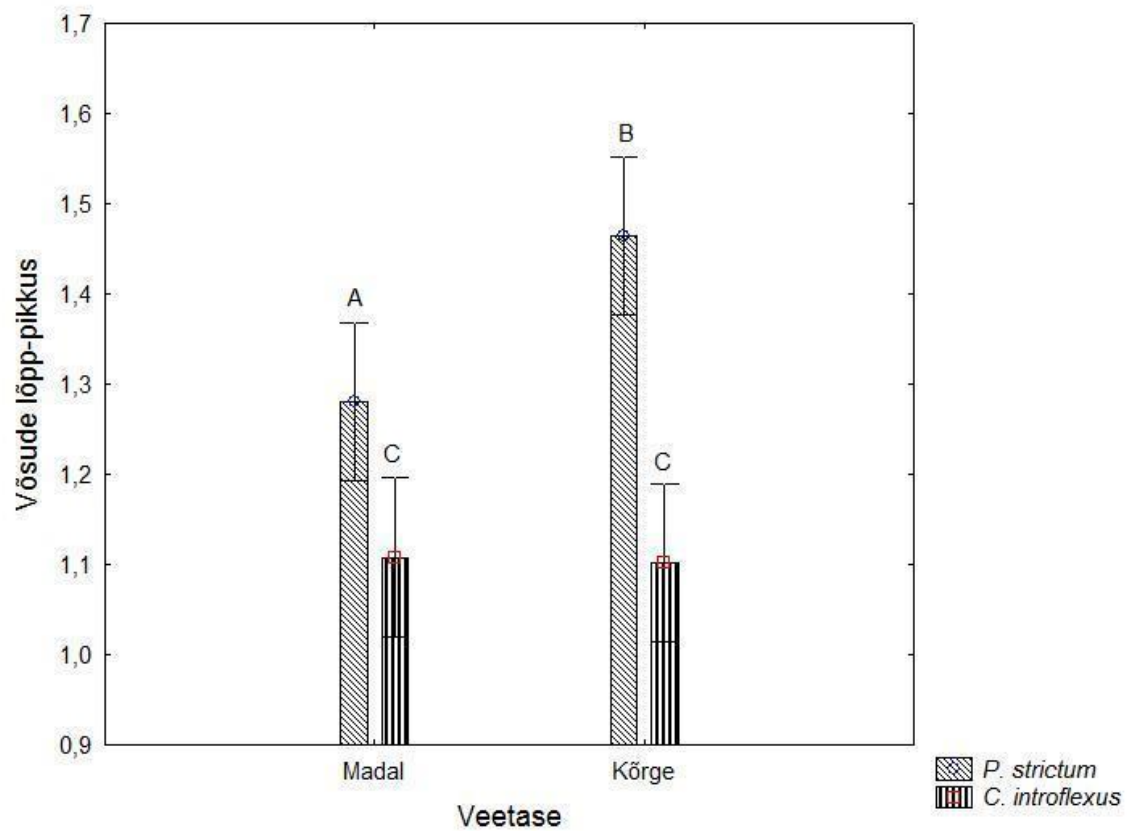


Joonis 8. Raba-karusambla ja võõr-kõverharjaku võsude külgokste keskmised pikkused (\pm SD) eri valgustasemetel kasvades. Erinevad tähed tähistavad üksteisest oluliselt erinevaid väärtusi Tukey HSD testi tulemusel ($p < 0,05$).

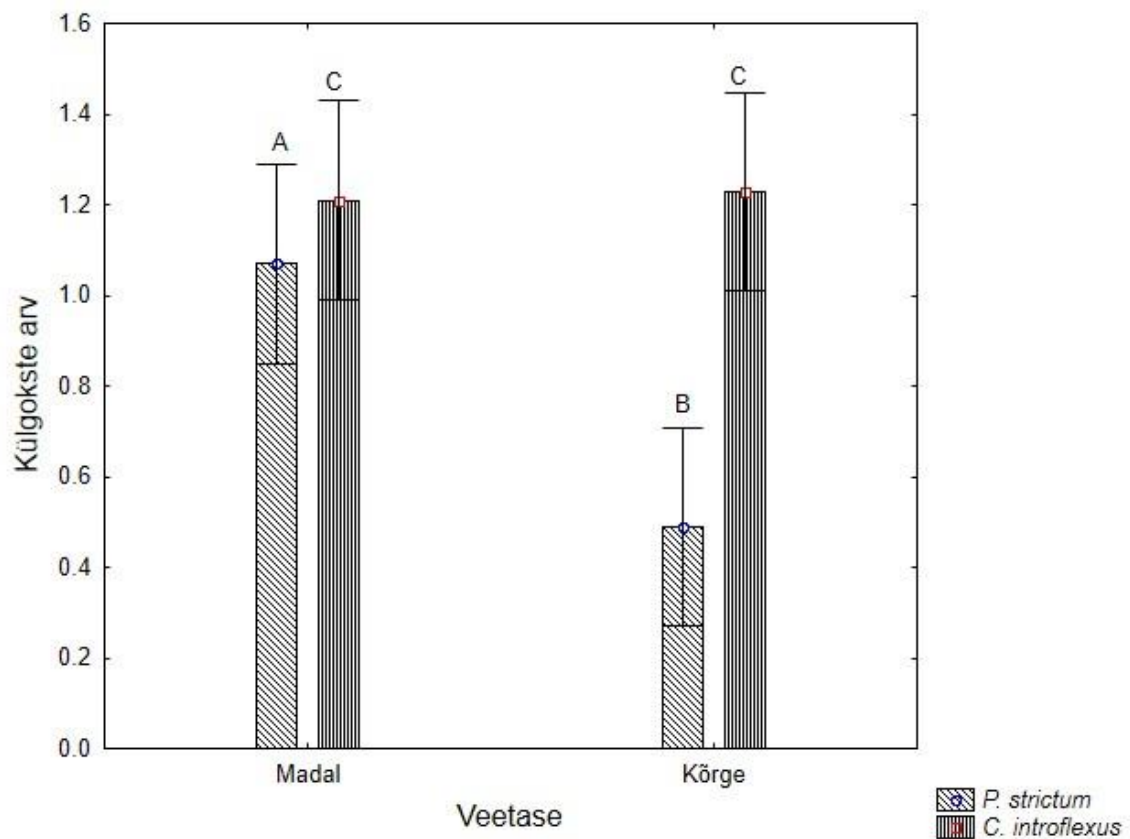
3.1.3 Veetase

Üldiselt oli mõlema liigi kaalutõus võsu kohta suurem kõrgema veetaseme juures, kuigi ebaolulisel määral ($F(1, 76)=0,531$, $p=0,468$). Võõr-kõverharjaku pikkuskasvu veetase oluliselt ei mõjutanud, see jäi nii madala kui ka kõrgema veetaseme korral palju väiksemaks kui raba-karusamblal. Raba-karusammal kasvas statistiliselt olulisel määral pikemaks just kõrge veetaseme korral (Joonis 9).

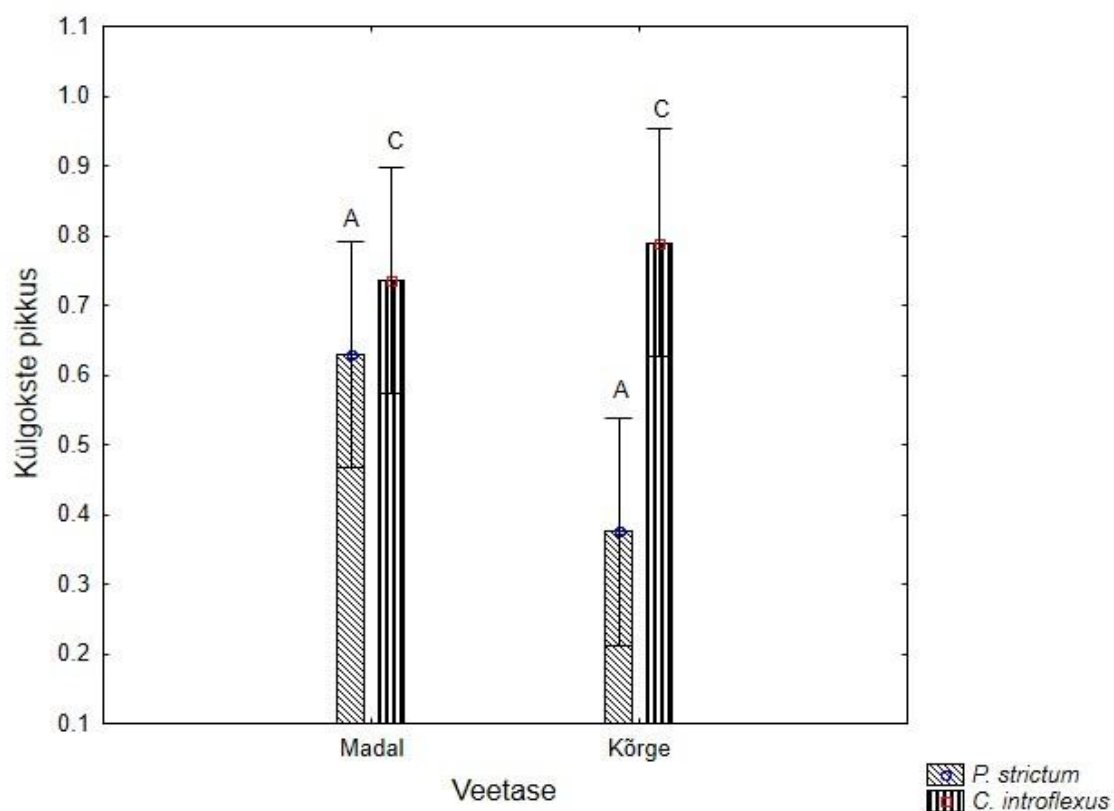
Külgoksi moodustus raba-karusamblal võsu kohta keskmiselt statistiliselt olulisel määral rohkem madala veetaseme korral (Joonis 10). Võõr-kõverharjaku võsude külgokste keskmine arv erines erinevatel veetasemetel väga vähe (Joonis 10). Kummagi liigi külgokste keskmistes pikkustes ei olnud statistiliselt olulisi erinevusi erinevatel veetasemetel kasvades ($F(1, 76)=3,588$, $p=0,062$) (Joonis 11).



Joonis 9. Raba-karusambla ja võõr-kõverharjaku võsude lõpp-pikkused (\pm SD) erineval veetasemel kasvades. Erinevad tähed tähistavad üksteisest oluliselt erinevaid väärtusi Tukey HSD testi tulemusel ($p < 0,05$).



Joonis 10. Raba-karusambla ja võõr-kõverharjaku võsude külgokste keskmine arv (\pm SD) erineval veetasemel kasvades. Erinevad tähed tähistavad üksteisest oluliselt erinevaid väärtusi Tukey HSD testi tulemusel ($p < 0,05$).



Joonis 11. Raba-karusambla ja võõr-kõverharjaku võsude külgokste keskmised pikkused (\pm SD?) erineval veetasemel kasvades. Samad tähed tähistavad üksteisest oluliselt mitte-erinevaid väärtusi Tukey HSD testi tulemusel ($p > 0,05$).

3.2 Levisepanga katse

Esimesed samblavõsud tärkasid juba 10 päeva pärast katsega alustamist. Esimesena tärganud samblavõsud olid perekonnast *Bryum* ja registreeriti 11.08.2017. Uurimisalustest liikidest tärkas esimesena võõr-kõverharjak, kaks nädalat pärast katse algust. Esimene raba-karusambla taim registreeriti kolm nädalat pärast katse algust, võrreldes võõr-kõverharjaku ilmumiskiirusega levisepangast, tärkasid raba-karusambla taimed palju aeglasemalt.

Võõr-kõverharjaku puhul oli vaid võsude arv ja katvus omavahel oluliselt positiivselt seotud. Raba-karusambla puhul olid omavahel olulises positiivses seoses võsude arv katvusprotsendiga ning hea elujõulisuse hinnanguga. Samuti oli katvus olulises positiivses seoses liigi hea elujõulisuse hinnanguga ning katvus ka (Tabel 5). Eri liikide erinevate edukusenäitajate vahel ei olnud olulisi korrelatsioone.

3.2.1 Korrelatsioonid levisepanga taimede kasvuedukuse näitajate vahel

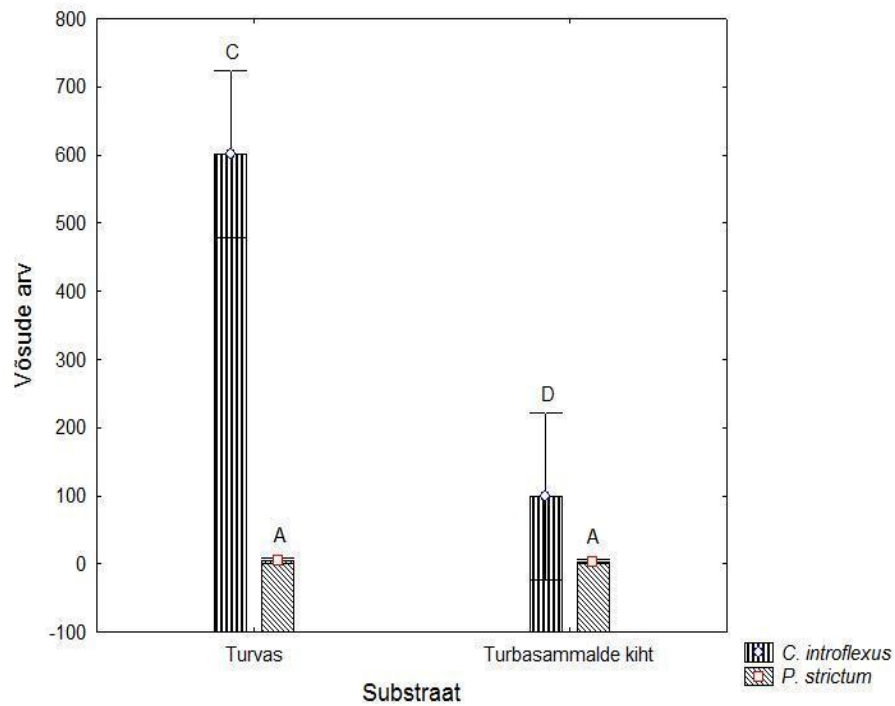
Tabel 5. Võõr-kõverharjaku ja raba-karusambla hinnatud kasvuedukuse näitajate vahelised korrelatsioonikordajad. Paksus kirjas on statistiliselt olulised korrelatsioonid ($p < 0,05$).

Mõõdetud parameeter	Võsude arv	Katvus (%)	Elujõulisus
<i>Campylopus introflexus</i>			
Võsude arv	1		
Katvus (%)	0,89	1	
Elujõulisus	0,31	0,39	1
<i>Polytrichum strictum</i>			
Võsude arv	1		
Katvus (%)	0,81	1	
Elujõulisus	0,86	0,76	1

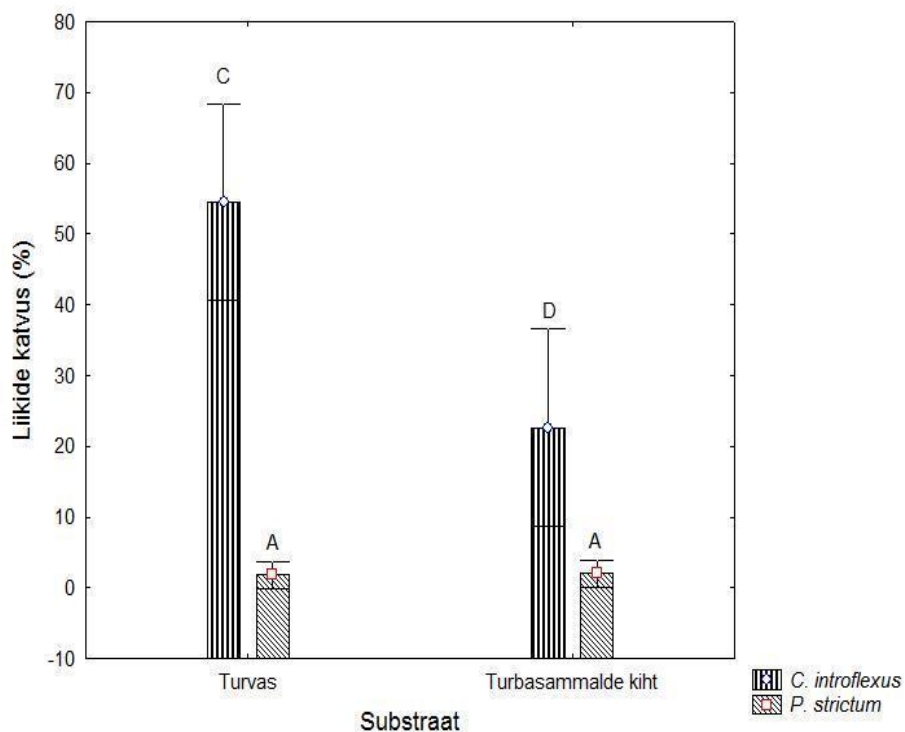
3.2.2 Turbasammaldega katmise mõju hindamine

Turbasammaldega katmisel oli oluline mõju liikide tärkamisele ($F(2, 17)=18,508$, $p<0,001$). Võrreldes raba-karusamblaga tärkas võõr-kõverharjak levisepangast paremini nii kaetud kui katmata topsides, kusjuures statistiliselt oluliselt paremini tärkas võõr-kõverharjak paljal turbal kui turbasammalde kihi alt (Joonis 12).

Ka liikide katvusele avaldas turbasammaldega katmine olulist mõju ($F(2, 17)=5,4525$, $p=0,015$). Võõr-kõverharjaku katvus oli paljal turbal oluliselt suurem (Joonis 13). Raba-karusambla katvusele substraat olulist mõju ei avaldanud ($F(1, 18)=0,023$, $p=0,880$).



Joonis 12. Võõr-kõverharjaku ja raba-karusambla võsude arv (\pm SD) erineva substraadiga kasvutopsides. Erinevad tähed tähistavad üksteisest oluliselt erinevaid väärtusi Tukey HSD testi tulemusel ($p < 0,05$).



Joonis 13. Võõr-kõverharjaku ja raba-karusambla katvusprotsendid erineva substraadiga kasvutopsides. Erinevad tähed tähistavad üksteisest oluliselt erinevaid väärtusi Tukey HSD testi tulemusel ($p < 0,05$).

Võõr-kõverharjak kasvas välja kõigi kahekümne topsi levisepangast. Võõr-kõverharjaku taimed katsid kasvutopsi pinna üsna suure katvusega ning võsud olid paigutunud hajusalt, üksteisest enam-vähem võrdsetel kaugustel. Raba-karusammalt kasvas kahekümnest levisepanga topsist välja vaid üheksast topsist. Raba-karusambla taimed olid paigutunud enamasti üksikute hajusate võsudena. Rohkem võsusid kasvas välja turbasubstraadiga kasvutopsidest, kuna võõr-kõverharjaku võsusid oli turbasubstraadil väga palju, kuid raba-karusambla võsusid mõlemal substraadil enam-vähem ühepalju.

Raba-karusamblal ei esinenud halva elujõulisusega taimi (Lisa 3). See-eest hinnati võõr-kõverharjaku elujõulisus halvaks viies kasvutopsis, nende hulgas kolmes elusa turbasamblakihiga kaetud topsis (Lisa 2). Võõr-kõverharjaku kõige elujõulisemate taimedega topsid olid palja turbaga. Raba-karusambla elujõulised taimed kasvasid turbsammaldega kaetud topsides.

Lisaks uurimisalustele liikidele kasvas topsidest välja ka teisi samblaliike. Üldiselt jäi liikide arv väikeseks, peamiselt esines 1–2 liiki, kõige enam registreeriti 5 liiki palja turbaga topsist, kolmes topsi registreeriti 4 liiki, neist üks tops oli kaetud turbsammaldega.

4. Diskussioon

Sajandeid kestnud soode ekspluateerimine – kuivendamise ja põllumajanduseks kasutamise, puidu ja turbakaevandamise kahjulik mõju – on hävitanud või viinud peaaegu hävimiseni märkimisväärse hulga turba-alasid, eriti Euroopas (Rochefort & Lode 2006). Ombrotroofsete sookoosluste inimtegevuse tagajärjel toimuv hävimine väljendub kõigepealt suurenenud turba lagunemis- ja mineraliseerumistasemes (Sheffer & Carpenter 2003; Krunk et al. 2003; Paal et al. 2010), turbasammalde kadumises ja ala mikrotopograafilise struktuuri kadumises (Gignac & Beckett 1986; Adams & Preston 1992). Juba eelmise sajandi keskpaigas täheldati, et mitmekesisemad kooslused on palju vastupidavamad invasioonidele (Elton 1958). Konkurentsuhetel on invasiivsete liikide kasvudünaamikat kontrolliv roll (Case 1990; Tilman 1999) ning muutused ressursside kättesaadavuses on olulise tähtsusega koosluse vastuvõtlikkuses invasioonidele (Davis et al. 2000). Häiringulise kooslusena ei suuda rikutud rabad vastu seista invasiivsete liikide levikule. Kõrge valguskiirguse ja madala konkurentsiga keskkonda on invasiivsetel liikidel hea asustada, sest vabale substraadile ja häiringulisse kooslusesse on lihtsam tungida, kui terviklikult funktsioneerivasse looduslike tingimustega kooslusesse (Elton 1958; Rejmánek 1989; Hobbs & Huenneke 1992). Uusi,

vabu ressursse avavad häiringud võivad soodustada invasiivsete liikide levikut (Stachowicz & Tilman 2005).

Mitmed samblaliigid, eriti fugitiivid ja kolonistid (During (1979, 1992, 2000), võivad olla invasiivse iseloomuga, kuna väga sageli levivad nad vegetatiivsete levistega, ent seejuures toodavad ka kergesti levivaid väikeseid eoseid (Hassel 2003). Samblaid on During (1979, 1992, 2000) elustrateegiate järgi jaotanud kuude põhirühma. Kolonistidele on iseloomulikud rohked väikesed eosed ($<20\ \mu\text{m}$), lühike eluiga ning keskmine kuni kõrge paljunemiskulukus, süstikliikidel on suuremad eosed ($>20\ \mu\text{m}$), ühe- või mõne-aastane eluiga ning keskmine kuni kõrge paljunemiskulukusega. Kolonistidest liigid on sageli väikesekasvulised ning võivad jääda alla konkurentsile soontaimedega. Seetõttu on nad eelkõige edukad häiringulises koosluses (Hassel 2003). Püsilikuid leidub stabiilsete keskkonnatingimustega või regulaarselt muutuvate tingimustega elupaikades. Taimede eluiga on pikk, kuid nende väikeste eoste ($< 20\ \mu\text{m}$) eluiga võib olla varieeruv (During 1979). On täheldatud, et lühiealise eospangaga liikide eosed on palju väiksemad, kui püsivat eosepanka moodustavatel liikidel (During 1986).

Vastavalt Duringu (1979, 1992, 2000) sammalde elustrateegiate klassifikatsioonile kuulub raba-karusammal püsilikute hulka. Liik on tavaline parasvöötme looduslikes rabades, kasvades mätastel turbasammalde vahel (Smith 1976; Merrill 2007). On leitud, et raba-karusammal on laia ökoloogilise amplituudiga ja hea kuivataluvusega (Bu et al. 2017), suutes kasvada pioneerliigina ka paljal turbasubstraadil (Lavoie et al. 2005a,b). H. Duringu klassifikatsiooni (2000) alusel on teine töös kasutatud liik – võõr-kõverharjak – samuti püsik, kes kasvab happelistel muldadel, turbal, liivadüünidel, rabaservades ja nõmmedel, eelistades alati häiringumõjudega kooslusi (Klinck 2010; Richards 1963; Richards & Smith 1975). Võõr-kõverharjakut peetakse kõrge ökoloogilise tolerantsusega liigiks (Klinck 2010). Põhja-poolkerale jõudis võõr-kõverharjak eelmise sajandi keskpaigas, kui 1941. aastal leiti võõr-kõverharjakut Suurbritannia lõunaosast (Richards 1963). Liik asustab peamiselt häiringutega ja vähese taimestikuga kooslusi, kuid on leitud, et aja jooksul võib näiteks konkurentsile samblikega hääbuda kasvukohas (Daniëls et al. 2008).

Sammaltaimed on sageli pioneerliigid suktessiooniprotsessides, asustades soontaimedeta paljaid substraate (Bu et al. 2017). Looduslikult toimub taimestumine või taastaimestumine tänu lähedalasuvatelt aladelt pärinevate või levisepangast tärkavate leviste edukusele ning samblad võivad olla ka hooldaja-taimedeks teistele kooslusesse tulevatele taimedele, parandades mikrokasvukoha niiskustingimusi (Delach & Kimmerer 2002). Pikaajaliselt säiliv levisepank võimaldab taimedel üle elada raske keskkonnatingimustega perioodid ja isegi kui maapealses

vegetatsioonis ei registreerita enam ühtki uurimisalust taime, ei saa siiski välistada nende olemasolu levisepangas (Adams et al. 2005). Nii peab liigikaitstes arvestama praegusest rohkem levisepanga andmetega, et haruldasi liike mitte väljasurnuks lugeda, kui neid maa peal ei näe; et nende levikut hinnata (Adams et al. 2005) ning et kasutada teadmisi levisepangast ilmuda võivate võõrliikide leviku piiramiseks.

Käesoleva töö tulemused näitasid, et võõr-kõverharjak tõrkas väga edukalt just paljal turbal, mis viitab tema invasiivsele iseloomule. Invasiivseid liike iseloomustabki suur kasvukiirus (Richardson 2004) ning rohke eoste ja vegetatiivsete leviste tootmine (Hassel 2003), mis püsivad pikka aega ka levisepangas. Võõr-kõverharjak levib tänu väikestele eostele (10–14 µm) ning efektiivselt ka taimeosiste abil (Söderström 1992). Samblavaiba keskmine eluiga on 5–10 aastat (During 1979), kuid püsikutele omaselt on elusad vaid viimase paari aasta jooksul kasvanud võsud (Collins 1976). Kuiv samblavaip pudeneb ja võib maapinnalt lahti tulla, mis on ka edukas viis vegetatiivseks levimiseks (Equihua & Usher 1993). Põhjamaades peetakse selle liigi peamiseks levimisviisiks eoslevi (Klinck 2010), kuid olulisel kohal on ka taimeosade (varretippude ja teiste taimeosade) laiali kandumine tuule või loomade abiga. Ka see, et võõr-kõverharjak kasvab paremini hajusa ja vähese taimkattega alal (Hasse 2007) sai käesolevas töös kinnitust: turbasammaldega katmisel oli negatiivne mõju võõr-kõverharjaku võsude levisepangast tärkamisele.

Raba-karusambla taimed aga ilmusid levisepangast aegamööda ja üsna hajusalt paigutununa ei ületanud nende maksimaalne katvus topsis isegi 9%. See viitab nende liikide erinevatele strateegiatele, sest võõr-kõverharjak, kui invasiivne liik, laiendas oma katvust topsis kiiresti ning kasvas võimalikult kiiresti kõigis mõõdetud tunnustes, et analoogselt olukorras looduslikes tingimustes vaba substraat enne teiste taimede võimalikku pealetungi hõivata. Raba-karusammal, kes kasvab enamasti juba taimedega asustatud koosluses ja ei ole spetsialiseerunud vaid häiringulistele kooslustele, ei pidanud idanemisega kiirustama. Kord idanenud, olid raba-karusambla taimed hea pikkuskasvuga ja heas elujõulisuses, mis võimaldas neil valguskonkurentsi vältida.

Looduslikes kooslustes on liikide vahel välja kujunenud konkurentsisuhted ja erinevate strateegiatega liigid suudavad leida oma niši ökosüsteemis. Raba-karusambla levised ei pea kiiresti idanema, sest looduslikult laialt levinud, suure ökoloogilise amplituudiga liigina, on ta sookooslustes rohkearvuline liik, mis moodustab sageli tihedaid samblavaipu (Smith 1976; Merrill 2007). Seega oli ootuspärane tulemus, et turbasamblakihiga katmine ei mõjutanud raba-karusambla

katvust ja võsude arvu ning agregeeritust, kuid hea elujõulisusega karusamblataimed kasvasid vaid turbasammaldega kaetud topsides. Selle põhjuseks võib olla see, et vaatamata raba-karusambla ökoloogilisele tolerantsusele sobib looduslikult niiske rabakooslus liigi idanemiseks paremini ning turbasammalde kiht hoidis turbapinna niiskemana ka liigi levisepangast tärkamiseks.

Võõr-kõverharjaku kõige elujõulisemad ja arvukamad populatsioonid levisepangakatses kasvasid välja just paljalt turbapinnalt, kus oli sel avatud kooslusi armastaval liigil hea kasvada. Turbasammaldega kaetud topsides turbasammalde kihist kõrgemaks kasvamine oli tõenäoliselt tärkavatele võsudele liialt energiakulukas ning võsud ei olnud katse lõpuks ellujäämisvõimelised.

On leitud, et sama liik võib erinevates ökosüsteemides või elupaikades käituda erinevalt: olla invasiiv või mitteinvasiiv (Kangur et al. 2005). Arvestades võõr-kõverharjaku väga kiiret ja ulatuslikku levisepangast väljakasvu tuleks liigi leiukohad jälgimisele võtta ka Eestis. Võõr-kõverharjaku arvukuse piiramiseks on mujal maailmas tehtud mitmeid katsetusi, proovides samblavaipa augustada ja põletada, padjandeid tagurpidi keerata, eemaldada kogu taimestikku, tõrjuda samblaid umbrohutõrjevahendite või muude keemiliste ühenditega mõjutades (Hasse 2007; Ketner-Oostra & Sýkora 2000; Daniëls & Krüger 1996; Rowntree et al. 2003; Klinck et al. 2009), kuid kõik eelpoolmainitud tõrjeviisid annavad kas lühiajalise efekti või hoopis soodustavad liigi levimist ning võivad kooslusele mõjuda kahjustavamalt kui tõrjutavale võõrliigile (Ketner-Oostra & Sýkora 2000; Klinck 2009). Ainult samblavaiba mattumine püsivalt mõnemillimeetrise liivakihi alla aasta vältel on andnud tulemusi võõr-kõverharjaku tõrjel, nagu näitas üks uuring rannikudüünide liivatormidest (Boxel et al. 1997). Püsivaid tulemusi annab alles mitme aasta pikkune sambla liivaga katmine (Klinck 2010). Käesoleva töö tulemused näitavad, et võõr-kõverharjaku ohjeldamiseks jääksoodes võib olulisi positiivseid tulemusi anda soode taastaimestamine, st turbapinna katmine turbasammalde kihiga.

Invasiivsed liigid püüavad oma biomassi võimalikult kiiresti suurendada ning levida kiiresti ja kaugele ning nad on üldjuhul tolerantsemad ka keskkonnatingimuste muutuste suhtes.

Käesolevas töös läbiviidud katses erinevate ökoloogiliste tingimuste mõju selgitamisel ilmnas, et võõr-kõverharjakul oli võrreldes raba-karusamblaga suurem kaalutõus, külgokste pikkus ja ka arv sõltumata ökoloogilise parameetri manipulatsioonist.

Võõr-kõverharjakul oli elusate turbasamblavõsude vahel kasvades võsude kaal katse lõpus pisut kuid ebaolulisel määral, suurem, kui paljal turbal kasvanud võsudel. Näib, et liik panustas peamiselt

külgokste pikkuskasvu, et kasvavast turbasambla kihist üle kasvada ja valguseni jõuda ning elujõulisust säilitada. Paljal turbapinnal, mis imiteeris katses jääksoopinda, polnud konkureerivaid liike ning nagu katse põhjal selgus, said taimed võimaluse kiirelt laiendada oma levikut, kas rohkemate külgokste või lähedusse noorte võsude kasvatamisega. Raba-karusambla külgokste arvega pikkus ei sõltunud oluliselt substraadist, kuigi külgokste arv oli mõlemal uurimisel liigil ebaolulisel määral suurem paljal turbasubstraadil kasvades. Samuti oli raba-karusambla kaalutõus tunduvalt suurem paljal turbal kasvades.

Raba-karusammal kasvas katses kaalu juurdekasvult oluliselt paremini heades valgustingimustes, kui pimedas ning seda peamiselt tänu sellele, et valguse käes kasvades oli ebaolulisel määral suurem külgokste arv, mis heades tingimustes võimaldab suuremat fotosünteesipinda ja looduslikes tingimustes tagaks tihedama samblavaiba. Fotosünteesivõimet mõjutab oluliselt võsude veesäilitamisvõime (Rydin 1993) ja et tihedam samblavaip suudab niiskust kauem hoida, on suurema võsutihedusega populatsioon ka suurema biomassi produktsiooniga (Bergamini & Pauli 2001) Võõr-kõverharjaku kaalutõus oli sarnane nii valguses kui ka varjutingimustes kasvades, kuid varjus kasvades võis täheldada veidi suuremat kaalutõusu. See seletub võõr-kõverharjaku külgokste suurema pikkusega pimedas, kui taimedel pole kasu laiumisest, vaid püüdlusest sirguda valgusrikkama kohani. Looduslikes kooslustes võimaldab see teiste taimede varjust välja kasvada. Külgokste arvule valgustingimused olulist mõju ei avaldanud.

Veetaseme sügavus on üks peamisi ökoloogilisi gradiente, mis mõjutab turbaalade ökoloogilisi protsesse (Bu et al. 2013; Rydin & Jeglum 2013). Lätis tehtud vaatluste põhjal on sealsed teadlased Priede ja Mezaka konstateerinud, et võõr-kõverharjak kasvab hästi nii kuival kui ka niiskel jääksooturbal, kuid mitte ülejutatud substraadil (Priede & Mezaka 2016). Sama hinnang on antud ka raba-karusambla eoste soodsatele ja ebasoodsatele idanemistingimustele (Bu et al. 2017). Praeguses töös ei olnud võõr-kõverharjaku kasvunäitajad erinevatel veetasemetel olulisel määral erinevad. Võimalik, et töös kasutatud veetasemete vahe polnud piisavalt suur ning kõrgem tase ei tähendanud antud katses ülejutatust, mis on näiteks läti teadlaste katse põhjal saanud juba kinnitust kui pärssiv tegur võõr-kõverharjaku kasvule (Priede & Mezaka 2016). Üldjuhul jääksoode korrastamisel Eesti tingimustes on eelistatud metsastamist või jääksoid veelgi kuivendatud põllumajanduslikel eesmärkidel ja seni vaid väga marginaalselt üle ujutatud (Paal 2011). Meie laborikatses püüti jäljendada loodusliku soo tingimusi, kus ka turbasammalde vahel kasvades ulatusid katsealuste samblaliikide võsude alumised osad vette, kuid substraat polnud veega kaetud. Siiski ei leitud nendel veetasemel katses olulist erinevat mõju võsude kasvunäitajatele. Mõlema liigi

kaalu juurdekasv võsu kohta oli suurem kõrge veetaseme juures, aga külgoksi oli rohkem madala veetaseme korral. Raba-karusambla võsud kasvasid kõrge veetaseme juures oluliselt pikemaks, ent võõr-kõverharjaku võsude lõpp-pikkust veetase oluliselt ei mõjutanud, mis näitab, et liik on hea kohanemisvõimega.

Võõr-kõverharjakut loetakse suureks ohuks looduslikule mitmekesisusele, peamiselt seetõttu, et võib ohustada looduslikke taimekooslusi, kus moodustab tihedaid samblavaipu ning võib hakata välja tõrjuma looduslikule kooslusele iseloomulikke liike (Hassel & Söderström 2005; Klinck 2009; Provoost et al. 2011). Võõr-kõverharjak on alates 1970-ndatest oma levikut märkimisväärselt laiendanud nii Hollandis, kui ka mujal Euroopas, põhjustades samblikurikaste taimekoosluste hävimist. On märgatud, et võõr-kõverharjak (*C. introflexus*) tõrjub konkurentsivälja nii pioneerseid haruldasi liike kui ka tavalisemaid happelisemates kasvukohtades kasvavaid samblikuliike, mis esinevad vanemas suktsessioonijärgus kooslustes (Ketner-Oostra & Sýkora 2004). Hasse (2007) leiab, et *C. introflexus* on suureks potentsiaalseks ohuks rannikuluidete looduslikule taimkattele, juhul kui sammal kataks kogu luidete kompleksi ja väljatõrjutud samblike levised ei saaks seetõttu ala uuesti rekoloniseerida. Uuringud on näidanud, et võõr-kõverharjaku katvuse suurenedes vähenevad ka teiste samblaliikide katvused, eelkõige on täheldatud liivkarusambla (*Polytrichum piliferum*) vähenemist võõr-kõverharjaku domineerimisega aladel, samas kui võõr-kõverharjak ei taandu liivkarusambla domineerimise all (Hasse 2007). Võõr-kõverharjakut peetakse looduslikes kooslustes, näiteks Loode-Euroopa liivaluidetel ja haruldaste liikidega samblikunõmmedel (Meulen et al. 1987, Klinck 2010) tugevaks konkurendiks, domineerides koosluses kuni kakskümmend aastat (Biermann & Daniëls 1997) Hiljem võivad mõned samblikuliigid samblast uuesti üle kasvada (Daniëls et al. 2008). Võõr-kõverharjaku konkurentsivõime on suur, on tema negatiivne mõju suurem teistele sammaldele kui samas koosluses kasvavatele samblikele (Hasse 2007).

Üldjuhul asustatavad sammalde võõrliigid harva sookooslusi (Essl & Lambdon 2009), kuid neid leidub neid sageli just inimõjulistest (soo-)kooslustes (Essl et al. 2013). Võõr-kõverharjak on Eestis seni teada vaid jääksoodest ja vanadelt turbaväljadelt. Läti teadlaste hinnangul erinevad nende uuritud läti sood, mille võõr-kõverharjak on koloniseerinud, oma liigiliselt koosseisult looduslikest sookooslustest (Priede & Mezaka 2016). Minu katse tulemused näitasid, et turbasammalde vahel kasvades ei ole võõr-kõverharjak võib-olla sedavõrd konkurentsivõimeline, et pikema aja jooksul turbasammaldega konkureerida, kuid mõnda aega suudaks kasvada ka rabas. Katses moodustusid võõr-kõverharjakul pikemad külgoksad just turbasammalde kihil ja looduses

võimaldavad külgoksad muust taimestikust pikemaks kasvada.

Kui võõr-kõverharjaku taimed olid tiheda katvuse puhul üsna madalad, ent tihemurusjad, siis hajusalt paiknenud raba-karusambla taimed kasvasid kiiremini pikaks ning ehk tänu sellisele tekkinud „rindelisusele” ei sõltunud raba-karusambla katvus võõr-kõverharjaku elujõulisusest. Vastupidisel juhul, kui vaadata raba-karusammalde elujõulisuse mõju võõr-kõverharjaku katvusele, ei sõltunud võõr-kõverharjaku katvus raba-karusambla elujõulisusest.

Arvestades invasiivse liigi head kohanemisvõimet, võib jääksoodes elujõulisi populatsioone moodustav võõr-kõverharjak oma levikut laiendama asuda ka jääksoodega piirnevatesse hõredatesse kuivadesse männikutesse kus invasiivse liigi mõju metsakoosluse liigilisele mitmekesisusele võib drastiliselt suureneda.

Kokkuvõte

Käesoleva töö eesmärgiks oli uurida keskkonnatingimuste mõju võõr-kõverharjaku (*Campylopus introflexus*) kasvule, et saada rohkem infot, kas looduslikele sookooslustele iseloomulike tingimuste taastamine praegustes jääksoodes võimaldaks invasiivse liigi levikut kontrollida. Katsealusteks liikideks valiti Euroopas invasiivne samblaliik võõr-kõverharjak (*Campylopus introflexus*) ning Eestis sage ja laialdase levikuga liik raba-karusammal (*Polytrichum strictum*). Kontrollitud laboritingimustes uuriti erineva substraadi, valgus- ja veetaseme mõju nende kahe liigi biomassi juurdekasvule, võsude pikkuskasvule, külgokste arvule ja pikkusele. Lisaks hinnati nende liikide tärkamisedukust jääksoo levisepangast. Katse käigus otsiti vastuseid küsimustele 1) kas võõr-kõverharjak on tolerantne kasvukohatingimuste muutmise suhtes ning on jääksoode tingimustes sama edukas kui looduslikele soodele iseloomulikes tingimustes, 2) kas looduslikele soodele iseloomulikes tingimustes saab kasvueelise tüüpiline samblaliik invasiivse iseloomuga samblaliigi ees ning, 3) kas jääksoode taastaimestamine võib pärssida võõr-kõverharjaku tärkamist levisepangast.

Invasiivsed võõrliigid koloniseerivad sagedamini häiringulisi kooslusi ning tänu väga heale levimisvõimele nii eoseliselt kui ka vegetatiivsete osistega, võivad muutuda koosluses domineerivaks, tõrjudes välja looduslikke liike. Jääksoodes on madalam veetase ja halvenenud veekvaliteet, vähenenud on liigiline mitmekesisus, toimub turba erosioon ja süsinikku siduvast ökosüsteemist on saanud süsinikku emiteeriv. Jääksoode taastaimestamine on pikk protsess, mis ei pruugi alati õnnestuda ning vahel on majandustegevusele eelnenud koosluste taastamise ebaõnnestumise põhjuseks just invasiivsete liikide leviste leidumine substraadis.

Läbiviidud katsete tulemused näitasid, et nii võõr-kõverharjak kui ka raba-karusammal on laia ökoloogilise amplituudiga. Võõr-kõverharjak panustas rohkem külgokste arvu ja pikkusesse, eriti turbasamblasubstraadil ja pimedas kasvades. Pikemad külgoksad annavad valguskonkurentsis eelise, mida näitas ka katse tulemus: mõlemad liigid kasvatasid varjutingimustes pikemaid külgoksi.

Erinev veetase aga võõr-kõverharjaku kasvuedukust ei mõjutanud. Invasiivse võõrliigi kiiret paljunemisvõimet näitasid kasvama pandud võsude läheduses tärganud uued võsud, mida oli võõr-

kõverharjakul oluliselt rohkem kui raba-karusamblal. Raba-karusambla kaalutõus oli suurem valges ja turbasubstraadil, ning pikkuskasv suurem kõrgel veetasemel kasvades, st looduslikus seisundis rabadele iseloomulikul vee- ja valgustasemel. Levisepanga katsest selgus, et võõr-kõverharjak kasvas turbasubstraadist välja väga rohkearvulise ja elujõulisena, kuid turbasammalde kiht mõjus tema tärkamisele takistavalt.

Katsete tulemusel võib öelda, et võõr-kõverharjak on raba-karusamblast edukam kiirema kasvu ja levimisvõime poolest, kuid mõlemad liigid on väga suure kohanemisvõimega erinevates ja muutuvates keskkonnatingimustes toimetulemiseks. Võõr-kõverharjaku levikut võib aidata kontrolli alla saada jääksoode taastaimestamine. Jääksoodes looduslikele rabadele iseloomulike tingimuste taastamine võib võõr-kõverharjaku kasvu takistada, kuid seda eeldatavasti vaid konkurentsi tõttu turbasammaldega. Vee- ja valgustaseme suhtes on liik väga kohanemisvõimeline ning ka levisepank on rohkearvuline. Oleks tarvis pikema-ajalist uurimistööd, et välja selgitada, kas turbasamblakiht või konkurents mõne teise liigiga võiks võõr-kõverharjaku jääksoodelt täiesti välja tõrjuda.

Summary

The impact of the changes in environmental conditions on the growth of *Campylopus introflexus*

The aim of this study is to examine the effects of environmental factors to the growth of *Campylopus introflexus*, in order to get more information whether the restoration of habitat conditions characteristic for natural bogs in abandoned peatlands could control the spread of this invasive species. Two species – *Campylopus introflexus*, a bryophyte species with invasive character in Europe and *Polytrichum strictum*, a common species in natural bog communities over whole Europe, were used in artificial experiment. In controlled laboratory conditions the effects of the substratum type, illumination conditions and water table depth to the growth in biomass, shoot elongation and number and length of spreading branches were examined. In addition the success of studied species germination from the diaspore bank of the abandoned peatland was evaluated. The following questions were set for examination: 1) has there any difference in morphometric parameters of *Campylopus introflexus* in different ecological conditions imitation of abandoned peatlands and of natural bog, 2) does the bog-specific species gain an advantage over the invasive one in conditions characteristic for natural mires, and 3) could the re-vegetation of abandoned peatlands inhibit the germination of *Campylopus introflexus* from its diaspore bank.

Invasive species colonize mostly disturbed plant communities and may out-compete community-specific local species, due to their efficient ability to spread both with spores and vegetative propagules. In abandoned peatlands the water depth level and quality of water and plant cover and diversity of species is reduced, erosion of peat takes place and a carbon absorbing ecosystem has been turned to a carbon emitting one. The restoration of peatlands is a long-lasting process and recovery of the prior-disturbance vegetation is affected by the diaspore bank, that can include also propagules of a invasive species.

On the basis of the results of the study it can be conclude that both *Campylopus introflexus* and *Polytrichum strictum* have a wide ecological amplitude. *Campylopus introflexus* invested more into the length and amount of spreading branches, particularly on bare peat-substrate and in dark conditions. Longer spreading branches give it an advantage in light-competition, which is confirmed by this study. Both species grew longer spreading branches in the shade. Water table depth did not change the rate of growth for *Campylopus introflexus*. The rapid reproductive ability of the invasive species was demonstrated by the amount of offshoot that germinated near the planted shoots. These considerably outnumbered germinated shoots of *Polytrichum strictum*. The

increase in biomass was greater for *Polytrichum strictum* in light conditions and on bare peat-substrate and growth in length was greater at higher water level. This shows that *P. strictum* is more successful in the conditions characteristic for natural bogs. The diaspore bank experiment revealed that *Campylopus introflexus* grew abundantly and vigorously from the bare peat-substrate, but the covering with peatmosses had a hindering effect on shoot germination.

The study concludes that *Campylopus introflexus* is more successful than *Polytrichum strictum* in its growth and spreading ability, but both species have great adaptability in different and changing environmental conditions. Controlling the spread of *Campylopus introflexus* could be managed by the revegetation of abandoned peatlands. Restoring natural mire ecosystems might impede the growth of *Campylopus introflexus*, but presumably only because of competition with *Sphagnum*. The species shows great adaptability to changing water and light levels and its diaspore bank is abundant. It requires further study to find out if a layer of *Sphagnum* or competition with some other species might drive out *Campylopus introflexus* from abandoned peatlands.

Tänuavaldused

Tänan väga oma juhendajat Kai Vellakut suure toetuse, kannatlikkuse ning nõu ja abi eest. Magistritöö valmimisele aitasid mitmel moel kaasa ka Edgar Karofeld, Karl Joosep Pihel, Iris Reinula ja Liina Ots. Tänan teid kõiki.

Kasutatud kirjandus

- Adams, K. J., Preston, C.D. 1992. Evidence for the effects of atmospheric pollution on bryophytes from national and local recording. Harding, P.T. (ed) Biological recording of changes in British Wildlife. HMSO, London. pp. 31–43
- Al-Khudhairi, D.H.A., Leemhuis, C., Hoffmann, V., Calaon, R., Shepherd, I.M., Thompson, J.R. et al. 2001. Monitoring wetland ditch water levels in the North Kent Marshes, UK, using Landsat TM imagery and ground-based measurements. Hydrological Sciences Journal 46: 585–597
- Anderson, L.E., Lemmon, B.E. 1974. Gene flow distances in the moss, *Weissia controversa* Hedw. - The Journal of the Hattori Botanical Laboratory 38: 67–90
- Bakker, J.P., Bakker, E.S., Rosén, E., Verweij, G.L., Bekker, R.M. 1996a. Soil seed bank composition along a gradient from dry alvar grassland to *Juniperus* shrubland. Journal of Vegetation Science. 7: 165–176
- Balagurova, N., Drozdov, S., Grabovik, S. 1996. Cold and heat resistance of five species of *Sphagnum*. Annales Botanici Fennici 33: 33–37
- Bayfield, N.G. 1973. Notes on the water relations of *Polytrichum commune* Hedw., Journal of Bryology 7: 607–617
- Bergamini, A., Pauli, D., Peintinger, M., Schmid, B. 2001. Relationships between productivity, number of shoots and number of species in bryophytes and vascular plants. Journal of Ecology 89: 920–929
- Biermann, R., Daniëls, F.J.A. 1997. Changes in a lichen-rich dry sand grassland vegetation with special reference to lichen synusiae and *Campylopus introflexus*. – Phytocoenologia 27: 257–273
- Bisang, I. 1995. The diaspore bank of hornworts (*Anthocerotae*, *Bryophyta*) and its role in the maintenance of populations in cultivated fields. Cryptogamia Helvetica 18: 107–116

- Boxel, J.H., Jungerius, P.D., Kieffer, N., Hampele, N. 1997. Ecological effects of reactivation of artificially stabilized blowouts in coastal dunes. *Journal of Coastal Conservation* 3: 57–62
- Breeuwer, A., Robroek, B.J.M., Limpens, J., Heijmans, M.M.P.D., Schouten, M.G.C.; Berendse, F. 2009. Decreased summer water table depth affects peatland vegetation. *Basic and Applied Ecology* 10: 330–339
- Bu, Z.J., Chen, X., Rydin, H., Wang, S.-Z., Ma, J.-Z., Zeng, J. 2013. Performance of four mosses in a reciprocal transplant experiment: indication for peatland succession in NE China. *Journal of Bryology* 35: 220–227
- Bu, Z.J., Li, Z., Liu, L.J., Sundberg, S., Feng, Y.M., Yang, Y.H., Liu, S., Song, X., Zhang, X.L. 2017. Bryophyte spore germinability is inhibited by peatland substrates. *Acta Oecologica* 78: 34–40
- Callaghan, T.V., Collins, N.J., Callaghan, C.H. 1978. Photosynthesis, growth and reproduction of *Hylocomnium splendens* and *Polytrichum commune* in Swedish Lapland-Strategies of growth and population dynamics of tundra plants. 4. *Oikos* 31: 73–88
- Campbell, D.R., Lavoie, C., Rochefort, L. 2002. Wind erosion and surface stability in abandoned milled peatlands. *Canadian Journal of Soil Science* 82: 85–95
- Case, T.J. 1990. Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competitive systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 87: 9610–9614
- Charman, D.J. 2007. Summer water deficit variability controls on peatland water-table changes: implications for Holocene palaeoclimate reconstructions. *Holocene* 17: 217–227
- Chirino, C., Campeau, S., Rochefort, L. 2006. *Sphagnum* establishment on bare peat: the importance of climatic variability and *Sphagnum* species richness. *Applied Vegetation Science* 9: 285–294
- Collins, N.J. 1976. Growth and population dynamics of the moss polytrichum alpestre in the maritime Antarctic. *Oikos* 27: 389–401.
- Corradini, P., Clément, B. 1999. Growth pattern and modular reinteraction of a hardy coloniser *Polytrichum commune* Hedw. *Plant Ecology* 143: 67–76
- Daniëls, F.J.A., Krüger, O. 1996. Veranderingen in droge stuifzandbegroeiingen bij Kootwijk na kappen en verwijderen van Grove dennen. *Stratiotes* 13: 37–56
- Daniëls, F.J.A., Minarski, A., Lepping, O. 2008. Dominance pattern changes of lichen-rich *Corynephorus* grassland in the inland of the Netherlands. *Annali di Botanica* 8: 9–19
- Davis, M.A., Grime, J.P., Thompson, K. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88: 528–534

- Delach, A.B., Kimmerer, R.W. 2002. Bryophyte facilitation of vegetation establishment on iron mine tailings in the Adirondack Mountains. *Bryologist* 105: 249–255
- During, H.J., ter Horst, B. 1985. Life span, mortality and establishment of bryophytes in two contrasting habitats. *Abstracta Botanica* 9, Suppl. 2: 145–158
- During, H.J., ter Horst, B. 1987. Diversity and dynamics in bryophyte communities on earth banks in a dutch forest. *Symposia Biologica Hungarica* 35.
- During, H.J. 1979. Life strategies of bryophytes: a preliminary review. *Lindbergia* 5: 2–18
- During, H.J. 1986. Longevity of spores of *Funaria hygrometrica* in chalk grassland soil. *Lindbergia* 12: 132–134
- During, H.J. 1995. Population regulation in tuber-bearing mosses: a simulation model. *Lindbergia* 20: 26–34
- During, H.J. 1997. Bryophyte diaspore banks. *Advances in Bryology* 6: 103–134
- During, H.J. 2000. Life history characteristics of threatened bryophytes. *Zeitschrift der Ökologie und Naturschutz* 9: 19–26
- During, H.J. 2001. New Frontiers in Bryology and Lichenology. Diaspore banks. *The Bryologist* 104 (1): 92–97
- During, H.J., Bruges, M., Cros, R.M., Lloret, F. 1987. The diaspore bank of bryophytes and ferns in the soil in some contrasting habitats around Barcelona, Spain. *Lindbergia* 13: 137–149
- Elton C.S. 1958. The ecology of invasions by animals and plants. Methuen, London.
- Equihua, M., Usher, M.B. 1993. Impact of carpets of the invasive moss *Campylopus introflexus* on *Calluna vulgaris* regeneration. *Journal of Ecology* 81: 359–365
- Essl, F., Lambdon, P.W. 2009. Alien Bryophytes and Lichens of Europe. In : DAISIE Handbook of alien species of Europe. Springer, Dordrecht, pp 29–41
- Essl, F., Steinbauer, K., Dullinger, S., Mang, T., Moser, D. 2013. Telling a different story: a global assessment of bryophyte invasions. *Biological Invasions* 15: 1933–1946
- Evans, M.G., Burt, T.P., Holden, J., Adamson, J.K. 1999. Runoff generation and water table fluctuations in blanket peat: evidence from UK data spanning the dry summer of 1995. *Journal of Hydrology* 221: 141–160
- Forbes, B.C. 1999. Restoration of high latitude wetlands; An example from the Canadian high arctic. In Streever, W.J. (ed) An international perspective on wetland rehabilitation, pp. 225–241 Kluwer, Dordrecht, NL:
- Frahm, J.P. 2002. *Campylopus* (ed. R.B.). Bryophyte flora of North America, Provisional publication.

- Galatowitsch, S., Budelsky, R., Yetka, L. 1999a. Revegetation strategies for northern temperate glacial marshes and meadows. In: Streever, W. (ed). An international perspective on wetland rehabilitation. pp. 225–241. Kluwer, Dordrecht, NL.
- Gerdol, R., Vicentini, R. 2011. Response to heat stress of populations of two *Sphagnum* species from alpine bogs at different altitudes. *Environmental and Experimental Botany* 74: 22–30
- Gerdol, R., Bragazza, L., Brancaloni, L. 2008. Heatwave 2003: high summer temperature, rather than experimental fertilization, affects vegetation and CO₂ exchange in an alpine bog. *The New Phytologist* 179: 142–154
- Gignac, L.D. & Beckett, P.J. 1986. The effect of smelting operations on peatlands near Sudbury, Ontario, Canada. *Canadian Journal of Botany* 64: 1138–1147
- Gill, D.S., Marks, P.L. 1991. Tree and shrub seedling colonization of old fields in central New York. *Ecological Monographs* 61: 185–203
- Gradstein, S.R., Sipman, H.J.M. 1978. Taxonomy and world distribution of *Campylopus introflexus* and *C. pilifer* (= *C. polytrichoides*): a new synthesis. *The Bryologist*, 81: 114–121
- Grime, J.P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*. London. 250: 26–31
- Grime, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111: 1169–1194
- Grime, J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. J. Wiley, Chichester.
- Grime, J.P. 2001. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. 2nd Ed. John Wiley & Sons, LTD., Chichester.
- Grime, J.P., Hodgson, J.G., Hunt, R. 1988. *Comparative plant ecology: a functional approach to common British species*. Unwin Hyman, London, pp. 20–52.
- Groeneveld, E.V.G, Massé, A., Rochefort, L. 2007. *Polytrichum strictum* as a Nurse-Plant in Peatland Restoration. *Restor. Ecol.* 15(4): 709–719
- Groeneveld, E.V.G., Rochefort, L. 2005. *Polytrichum strictum* as a solution to frost heaving in disturbed ecosystems: a case study with milled peatlands. *Restoration Ecology* 13: 74–82
- Grosvernier, P., Matthey, Y., Buttler, A. 1995. Microclimate and physical properties of peat: New clues to the understanding of bog restoration processes. In *Restoration of temperate wetlands*. Edited by B.D. Wheeler, S.C. Shaw, W.J. Fojt, and R.A. Robertson. John Wiley & Sons, Chichester. pp. 435–450.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52: 107–145

- Hajkova, P., Hajek, M., Rybníček, K., Jiroušek, M., Tichý, L., Kralová, Š., Mikulašková, E. 2011. Long-term vegetation changes in bogs exposed to high atmospheric deposition, aerial liming and climate fluctuation. *Journal of Vegetation Science* 22: 891–904
- Hasse, T. 2007. *Campylopus introflexus* invasion in a dune grassland: Succession, disturbance and relevance of existing plant invader concepts. *Herzogia* 20: 305–315
- Hassel, K. 2003. Life history characteristics and genetic variation in an expanding species, *Pogonatum dentatum*. p. 6
- Hassel, K., Söderström, L. 2005. The expansion of the alien mosses *Orthodontium lineare* and *Campylopus introflexus* in Britain and continental Europe. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 97: 183–193
- Herben, T. 1987. Bryophytes in grassland vegetation sample plots: what is their correlation with vascular plants? - *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica*, Vol. 22, No. 1, pp. 35–41
- Hobbs, R.J. & Huenneke, L.F. 1992. Disturbance, diversity, and invasion: Implications for conservation. *Conservation Biology* 6: 324–337
- Hodgetts, N.G. 2015. Checklist and country status of European bryophytes - towards a new Red List for Europe. /Irish Wildlife Manuals/, No. 84. National Parks and Wildlife Service, Department of Arts, Heritage and the Gaeltacht, Ireland
- Holden, J., Chapman, P.J., Labadz, J.C. 2004. Artificial drainage of peatlands: hydrological and hydrochemical process and wetland restoration. *Progress in Physical Geography* 28: 95–123
- Holden, J., Shotbolt, L., Bonn, A., Burt, T.P., Chapman, P.J. Dougill, A.J., et al. 2007b. Environmental change in moorland landscapes. *Earth Science Reviews* 82: 75–100
- Hughes, P.D.M., Barber, K. E. 2003. Mire development across the fen-bog transition on the Teifi floodplain at Tregaron Bog, Ceredigion, Wales, and a comparison with 13 other raised bogs. *Journal of Ecology* 91: 253–264
- Ingerpuu, N., Kalda, A., Kannukene, L., Krall, H., Leis, M., Vellak, K. 1998. Eesti sammalde määraja. Tartu: EPMÜ ZBI
- Joenje, W., During, H.J. 1977. Colonisation of a desalinating wadden-polder by bryophytes. *Vegetatio* 35: 177–185
- Jonsson, B.G. 1993. The bryophyte diaspore bank and its role after small-scale disturbance in a boreal forest. *Journal of Vegetation Science* 4: 819–826
- Kangur, M., Kotta, J., Kuk, T., Kull, T., Lilleleht, V., Luig, J., Ojaveer, H., Paaver, T. & Vetemaa, M. 2005. Invasiivsed võõrliigid Eestis. Keskkonnaministeerium, Tallinn.

- Ketner-Oostra, R., Sýkora, K.V. 2000. Vegetation succession and lichen diversity on dry coastal calcium-poor dunes and the impact of management experiments. *Journal of Coastal Conservation* 6: 191–206
- Klinck, J. 2009. The alien invasive species *Campylopus introflexus* in the Danish coastal dune system. Master thesis, Department Biology, section for Ecology and Evolution, Copenhagen University
- Klinck, J. 2010. NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Campylopus introflexus*. – From: Online database of the European Network on Invasive Alien Species – NOBANIS www.nobanis.org, Date of access 21.05.2018
- Krunk, M., Podbielska, K., Duriasz, J. 2003. Hydrochemical distinction and function of ecotone between *Sphagnum* bog and agricultural water-shed. *Polish Journal of Ecology* 51: 255–260
- Kukk, T., Kull, T., Lilleleht, V. Ojaveer. (2001) Võõrliigid Eestis. Kes on tulnuktaimed ja- loomad ning mida nendega peale hakata. Keskkonnaministeerium, lk. 5, 7–8
- Kusler, J., Kentula, M. 1990. Wetland creation and restoration: The status of the science. Island Press, Washington DC, US.
- Lavoie, C., Marcoux, K., Saint-Louis, A., Price, J.S. 2005a. The dynamics of a cotton-grass (*Eriophorum vaginatum* L.) cover expansion in a vacuum-mined peatland, southern Quebec, Canada. *Wetlands* 25: 64–75
- Lavoie, C., Saint-Louis, A., Lachance, D. 2005b. Vegetation dynamics on an abandoned vacuum-mined peatland: five years of monitoring. *Wetlands Ecology and Management*, 13: 621–633
- Levine, J.M. 2000. Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern. *Science* 288: 852–854
- Longton, R.E., Schuster, R.M. 1983. Reproductive biology. In: Schuster, R.M. (ed). *New manual of bryology*. Nichinan. The Hattori Botanical Laboratory: 386–462
- Lund, M., Lindroth, A., Christensen, T.R. 2007. Annual CO₂ balance of a temperate bog. *Tellus* 59B: 804–811
- Ma, J.Z., Bu, Z.J., Zheng, X.X., Ge, J.L., Wang, S.Z. 2015. Effects of shading on relative competitive advantage of three species of *Sphagnum*. *Mires and Peat* 16(4): 1–17
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- Marsh, W.M., Koerner, J.M. 1972. Role of moss in slope formation. *Ecology* 53: 489–493
- Martinez, M.L. & Moreno-Casasola, C.P. 1998. The biological flora of coastal dunes and wetlands: *Chamaecrista chamaecristoides* (Colladon) I. and B. *Journal of Coastal Research* 14: 162–174

- Masing, V. (koost) 1992. Ökoloogialeksikon. lk 44. Eesti Entsüklopeediakirjastus, Tallinn.
- Matus, G., Tothmeresz, B., Papp, M. 2003. Restoration prospects of abandoned species-rich sandy grassland in Hungary. *Applied Vegetation Science* 6: 169–178
- Mauquoi, D., Yeloff, D. 2008. Raised peat bog development and possible responses to environmental changes during the mid- to late-Holocene. Can the palaeoecological record be used to predict the nature and response of raised peat bogs to future climate change? *Biodiversity and Conservation* 17: 2139–2151
- McKinsty, M.C., Anderson, S.H. 1994. Evaluation of wetland creation and waterfowl use in conjunction with abandoned mine lands in northeast Wyoming. *Wetlands* 14: 284–292
- Merrill, G. L. S. 2007. *Polytrichum*. Pp. 133-140 in: Flora of North America Editorial Committee. Flora of North America north of Mexico. Volume 27. Oxford University Press, New York. pp. 713
- Meulen, F. van der, Hagen, H. van der, Kruijsen, B. 1987. *Campylopus introflexus*. Invasion of a moss in Dutch coastal dunes. – Proceedings of the koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen. Series C. Biological and Medical Sciences 90: 73–80
- Mitsch, W.J., Wu, X., Nairn, R.W., Weihe, P.E., Wang, N., Deal, R., Boucher, C. 1998. Creating and restoring wetlands: a whole ecosystem experiment in self design. *Bioscience* 48: 1019–1030
- Moore, P.D. 2002. The future of cool temperate bogs. *Environmental Conservation* 29: 3–20
- Mulhouse, J.M. & Galatowitsch, S.M. 2003. Revegetation of prairie pothole wetlands in the mid-continental US: twelve years post-reflooding. *Plant Ecology* 169: 143–159
- Nobel, P.S. 1989. Temperature, water availability, and nutrient level at various soil depths - consequences for shallow-rooted desert succulents, including nurse-plant effects. *American Journal of Botany* 76: 1486–1492
- Paal, J. (toim). 2011. Jääksood, nende kasutamine ja korrastamine. Keskkonnainvesteeringute Keskus ja Eesti Turbaliit. lk 159
- Paal, J., Vellak, K., Liira, J., Karofeld, E. 2010. Bog recovery in Northeastern Estonia after the reduction of atmospheric pollutant input. *Restoration Ecology* 18(S2): 387–400
- Paal, J., Vellak, K., Liira, J., Karofeld, E. 2010. Bog recovery in Northeastern Estonia after the reduction of atmospheric pollutant input. *Restoration Ecology* 18 (S2): 387–400
- Parker, W.C., Watson, S.R., Cairns, D.W. 1997. The role of hair-cap mosses (*Polytrichum* spp.) in natural regeneration of white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss). *Forest Ecology and Management*, 92: 19–28

- Pfadenhauer, J., Klötzli, F. 1996. Restoration experiments in middle European wet terrestrial ecosystems: an overview. *Vegetation* 126: 101–115.
- Poulin, M., Rochefort, L., Quinty, F., Lavoie, C. 2005. Spontaneous revegetation of mined peatlands in eastern Canada. *Canadian Journal of Botany* 83: 539–557
- Priede, A., Mežaka, A. 2016. Invasion of the Alien Moss *Campylopus introflexus* in Cutaway Peatlands. *Herzogia* 29(1): 35–51
- Provoost, S., Jones, M.L.M., Edmundson, S.E. 2011. Changes in landscape and vegetation of coastal dunes in northwest Europe: a review. – *Journal of Coastal Conservation* 15: 207–226
- Reinhardt Adams, C., Galatowitsch, S.M. 2008. The transition from invasive species control to native species promotion and its dependence on seed density thresholds. *Applied Vegetation Science* 11(1): 131–138
- Rejmánek, M. 1989. Invasibility of plant communities. In: Drake, J.A. et al. (eds). *Biological invasions: A global perspective*, 369–388. Wiley, Chichester, UK
- Richards, P.W. & Smith, A.J.E. 1975. A progress report on *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. And *C. polytrichoides* De Not. In Britain and Ireland *Journal of Bryology* 8: 293–298
- Richards, P.W. 1963. *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid and *C. polytrichoides* De Not. in the British Isles; a preliminary account. *Transactions of the British Bryological Society* 4: 404–417
- Richardson, D.M. 2004. Plant invasion ecology – dispatches from the front line. *Diversity and Distributions*, 10: 315–319
- Richardson, J.A. 1958. The effect of temperature on the growth of plants on pit heaps. *Journal of Ecology* 46: 537–546
- Rietveld, W.J., Heidmann, L.J. 1976. Direct seeding of Ponderosa Pine on recent burns in Arizona. Research note RM-312. U.S.D.A. Forest service, Washington D.C.
- Robert, E., Rochefort, L., Garneau, M. 1999. Natural revegetation of two block-cut mined peatlands in eastern Canada. *Canadian Journal of Botany* 77: 1–13
- Robroek, B.J.M., Limpens, J., Breeuwer, A.J.G., van Ruijven, J., Schouten, M.G.C. 2007. Precipitation determines the persistence of hollow *Sphagnum* species on hummocks. *Wetlands* 27: 979–986
- Rochefort, L., Lode, E. 2006. Restoration of degraded boreal peatlands. Wieder, R.K., Vitt, D.H. (eds). *Boreal peatland ecosystems. Ecological studies* 188: 381–423. Springer, Berlin Heidelberg
- Ross-Davis, A.L., Frego, K.A. 2004. Propagule resources of forest floor bryophytes: spatiotemporal compositional patterns. *The Bryologist* 107(1): 88–97

- Rowntree, J.K., Lawton, K.F., Rumsey, F.J., Sheffield, E. 2003. Exposure to Asulox inhibits the growth of mosses. *Annals of Botany* 92: 547–556
- Rozé, F. 1987. Effets comparés de différentes litières sur la minéralisation et la nitrification nettes de l'azote dans un sol de lande haute. *Revue d'écologie et de Biologie du Sol* 24: 273–282
- Rydin, H., Jeglum, J.K. 2013. *The Biology of Peatlands*, second ed. Oxford, New York
- Rydin, H., McDonald, A.J.S. 1985. Tolerance of *Sphagnum* to water level. *Journal of Bryology* 13: 571–578
- Rydin, H. 1986. Competition and niche separation in *Sphagnum*. *Canadian Journal of Botany* 64(8): 1817–1824
- Rydin, H. 1986. Competition and niche separation in *Sphagnum*. *Canadian Journal of Botany* 64(8): 1817–1824
- Rydin, H. 1993. Interspecific Competition between *Sphagnum* Mosses on a Raised Bog. *Oikos*, 66(3): 413–423
- Rydin, H., Jeglum, J. 2006. *The biology of peatlands*. Oxford University Press.
- Sagot, C., Rochefort, L. 1996. Tolérance des sphaignes à la dessiccation. *Cryptogamie, Bryologie-Lichénologie* 17: 171–183
- Sagot, C., Rochefort, L. 1996. Tolérance des sphaignes à la dessiccation. *Cryptogamie Bryologie Lichénologie* 17: 171–183
- Seabloom, E.W., Borer, E.T., Boucher, V.L., Burton, R.S., Cottingham, K.L., Goldwasser, L., Gram, W.K., Kendall, B.E., Micheli, F. 2003a. Competition, seed limitation, disturbance, and reestablishing of California native annual forbs. *Ecological Applications* 13: 575–592
- Seabloom, E.W., Harpole, W.S., Reichman, O.J., Tilman, D. 2003b. Invasion, competition dominance, and resource use by exotic and native California grassland species. *Proceedings of the National Academy of Science in The United States of America* 100: 13384–13389
- Sheffer, M. & Carpenter, S.R. 2003. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 648–656
- Skowronek, S., Terwei, A., Zerbe, S., Mölder, I., Annighöfer, P., Kawaletz, H., Ammer, C., Heilmeyer, H. 2014. Regeneration Potential of Floodplain Forests Under the Influence of Nonnative Tree Species: Soil Seed Bank Analysis in Northern Italy. *Restoration Ecology* vol. 22 (1): 22–30
- Sliva, J. 1997. Renaturierung von industriell abgetorften Hochmooren am Beispiel der Kendlmühlfilzen. Ph.D. thesis, Institut für Landespflege und Botanik, Der Technischen Universität, München.
- Smith, A.J.E. 2004. *The Moss Flora of Britain and Ireland*. Cambridge University Press. Cambridge, p. 96.

- Söderström, L. 1992. Invasion and range expansion and contractions of bryophytes. In: Bates, J. W., Farmer, A. M. (eds). *Bryophytes and lichens in a changing environment*. Claredon, Oxford. 131–158
- Stachowicz, J.J. & Tilman, D. 2005. Species Invasions and the Relationships between Species Diversity, Community Saturation, and Ecosystem Functioning. Chapter 2, *Species invasions: Insights into Ecology, Evolution, and Biogeography*, ed. by Sax, D.F, Stachowicz, J.J. and Gaines, S.D.
- Stachowicz, J.J., Fried, H., Whitlatch, R.B, Osman, R.W. 2002a. Biodiversity, invasion resistance and marine ecosystem function: reconciling pattern and process. *Ecology* 83: 2575–2590
- Stearns, S.C. 1976. Life history tactics: a review of the ideas. *The Quarterly Review of Biology* 51: 3–47
- Strack, M., Waddington, J.M., Bourbonniere, R.A., Buckton, E.L., Shaw, K., Whittington, P., Price, J.S. 2008. Effect of water table drawdown on peatland dissolved organic carbon export and dynamics. *Hydrological Processes* 22: 3373–3385
- Swanson, D.K. 2007. Interaction of mire microtopography, water supply, and peat accumulation in boreal mires. *Suo* 58: 37–47
- Thompson, K., Bakker, J.P., Bekker, R.M. 1997. *The soil seed banks of North Est Europe: methodology, density and longevity*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Tilman, D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* 80: 1455–1474
- Titus, J.E., Wagner, D.J., Stephens, M.D. 1983. Contrasting water relations of photosynthesis for two *Sphagnum* mosses. *Ecology* 64(5): 1109–1115
- Tomasson, H.B.M., Smolders, A.J.P., Limpens, J., Lamers, L.P.M., Roelofs, J.G.M. 2004. Expansion of invasive species on ombrotrophic bogs: desiccation or high N deposition? *Journal of Applied Ecology* 41: 139–150
- Triisberg, T., Karofeld, E., Paal, J. 2013. Factors affecting the re-vegetation of abandoned extracted peatlands in Estonia: a synthesis from field and greenhouse studies. – *Estonian Journal of Ecology* 62(3):192–211
- Tuittila, E.-S., Rita, H., Vasander, H., Laine, J. 2000. Vegetation patterns around *Eriophorum vaginatum* L. tussocks in a cut-away peatland in southern Finland. *Canadian Journal of Botany* 78: 47–58
- van Tooren, B.F., Odé, B., During, H.J. & Bobbink, R. 1990. Regeneration of species richness in the bryophyte layer of Dutch chalk grasslands. *Lindbergia* 16: 153–160

- Vandvik, V., Birks, H.J.B. 2002. Pattern and process in Norwegian upland grasslands: a functional analysis. *Journal of Vegetation Science* 13: 123–134
- Vellak, K., Ingerpuu, N., Leis, M., Ehrlich, L. 2015. Annotated checklist of Estonian bryophytes. *Folia Cryptogamica Estonica* 52: 109–127
- Vellak, K., Liira, J., Karofeld, E., Galanina, O., Noskova, M., Paal, J. 2014. Drastic Turnover of Bryophyte Vegetation on Bog Microforms Initiated by Air Pollution in Northeastern Estonia and Bordering Russia. *Wetlands* 34: 1098–1108
- Warming, E. 1884. Über perenne Gewächse. *Botanisches Zentralblatt*. 18, no 19
- Williamson, M. (1999). Invasions. *Ecography* 22(1): 5–12
- Zvereva, E.L., Kozlov, M.V. 2011. Impacts of industrial polluters on bryophytes: a meta-analysis of observational studies. *Water, Air and Soil Pollution* 218: 573–586

Internetileheküljed

Flora of North-America

[http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=250065140]

20.03.2018

PlutoF andmebaas. Raba-karusambla (*Polytrichum strictum*) leiukohad Eestis.

[<https://elurikkus.ut.ee/kirjeldus.php?lang=est&id=6478>] 18.03.2018

PlutoF andmebaas. Võõr-köverharjaku (*Campylopus introflexus*) leiukohad Eestis.

[<https://elurikkus.ut.ee/kirjeldus.php?lang=est&id=3363>] 20.03.2018

Võõrliigid: <https://www.envir.ee/et/voorliigid>] 22.05.2018

Lisad

Lisa 1.

Fotod katseperioodist.



1) Raba-karusambla võsud katse alguses kasvamas palja turba (vasakul) ja turbasamblakihi substraatidel.



2) Valges ja varjus kasvatamine. Valguse vähendamiseks on kasutatud aiandusvõrku, mis vähendas topsideni jõudvat valgust umbes 10 korda.



3) Kõrge veetasemega tops turbasamblakihiga.



4) Levisepanga katseks koguti turvast võõr-kõverharjaku mätaste kõrvalt, umbes 5 cm sügavuselt, eemaldades eelnevalt maapinda katva okka- ja kulukihi.



5) Heaks hinnatud elujõulisusega raba-karusammal ja hea elujõulisusega võõr-kõverharjak levisepanga katse topsides.

Võõr-kõverharjaku levisepanga katse tabel algandmetega.

Tassi tähis	Substraat	Võõr-kõver- harjaku võsude arv	Võõr- kõverharjaku katvusprotsent	Võõr-kõver- harjaku elujõulisus
1_1	turbasammal	30	8	hea
1_2	turvas	800	80	hea
1_3	turbasammal	200	45	hea
1_4	turvas	700	85	hea
2_1	turbasammal	90	15	hea
2_2	turvas	450	45	hea
2_3	turbasammal	90	20	hea
2_4	turvas	650	50	hea
3_1	turbasammal	100	18	hea
3_2	turvas	450	30	halb
3_3	turbasammal	30	3	halb
3_4	turvas	500	50	halb
4_1	turbasammal	200	45	hea
4_2	turvas	950	80	hea
4_3	turbasammal	110	25	hea
4_4	turvas	900	75	hea
5_1	turbasammal	120	45	hea
5_2	turvas	500	35	hea
5_3	turbasammal	16	2	halb
5_4	turvas	110	15	halb

Raba-karusambla levisepanga katse tabel algandmetega.

Tassi tähis	Substraat	Raba-karusambla võsude arv	Raba-karusambla katvusprotsent	Raba-karusambla elujõulisus
1_1	turbasammal	7	7	hea
1_2	turvas	0	0	0
1_3	turbasammal	0	0	0
1_4	turvas	0	0	0
2_1	turbasammal	0	0	0
2_2	turvas	12	9	hea
2_3	turbasammal	0	0	0
2_4	turvas	5	2	hea
3_1	turbasammal	0	0	0
3_2	turvas	0	0	0
3_3	turbasammal	0	0	0
3_4	turvas	0	0	0
4_1	turbasammal	13	7	hea
4_2	turvas	13	2	hea
4_3	turbasammal	0	0	0
4_4	turvas	8	2	hea
5_1	turbasammal	3	1	hea
5_2	turvas	6	3	hea
5_3	turbasammal	5	5	hea
5_4	turvas	0	0	0

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Anna-Grete Rebane,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose

„Keskkonnatingimuste muutuste mõju võõr-kõverharjaku (*Campylopus introflexus*) kasvule”,

mille juhendaja on vanemteadur Kai Vellak,

1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, 22.05.2018